

JAHRBUCH FÜR
MORPHOLOGIE UND MIKROSKOPISCHE ANATOMIE
ERSTE ABTEILUNG

GEGENBAURS MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH

begründet von G. Gegenbaur, weitergeführt von
G. Ruge, E. Göppert, A. Benninghoff, H. Stieve

Unter Mitwirkung der Professoren

Dr. DABELOW in Mainz, Dr. STARCK in Frankfurt/Main

Dr. K. GOERTTLER in Freiburg i. Br., Dr. K. NIESSING in Marburg/Lahn



HERAUSGEGEBEN VON

PROF. DR. H. BECHER

MÜNSTER/WESTF.

UND

PROF. DR. G. HERTWIG

HALLE (S.)



97. BAND

MIT 204 ABBILDUNGEN IM TEXT



LEIPZIG 1956
AKADEMISCHE VERLAGSGESELLSCHAFT
GEEST & PORTIG K.-G.



Digitized by the Internet Archive
in 2024

Inhalt des Siebenundneunzigsten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben im Juli 1956

Seite

<i>Erich Blechschmidt</i> , Der entwicklungsfunktionelle Bau der menschlichen Keimscheibe. Mit 14 Abbildungen im Text	1
<i>Pedro Gomez Bosque</i> , Die Topographie der vegetativen Ganglien vor und nach der Metamorphose bei <i>Xenopus laevis</i> Daudin. Mit 10 Abbildungen im Text	28
<i>Walter Stix</i> , Vergleichende Untersuchungen an der Trigemini-muskulatur der Siluridae (Teleostei). Mit 18 Abbildungen im Text	45
<i>Heinz Stephan</i> , Vergleichende anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen I. Mit 6 Abbildungen im Text	77
<i>Heinz Stephan</i> , Vergleichende anatomische Untersuchungen II. Mit 2 Abbildungen im Text	123
<i>Edeltraud Kummer-Trost</i> , Die Bildung des Zwischenhirndaches der Agamidae. Mit 18 Abbildungen im Text	143
Buchbesprechungen	191

Zweites und drittes Heft

Ausgegeben im August 1956

<i>Josef Kladetzky</i> , Atlas und Epistropheus vom Tapir. Mit 3 Abbildungen im Text	193
<i>Thydsen Meinertz</i> , Beitrag zur Kenntnis vom Bau des Magens beim Dygong. Mit 12 Abbildungen im Text	202
<i>Werner Platzer</i> , Die Arteria carotis interna im Bereiche des Keilbeines bei Primaten. Mit 16 Abbildungen im Text	220
<i>Josef Biegert</i> , Das Kiefergelenk der Primaten. Mit 18 Abbildungen im Text	249
<i>Karl-Heinrich Knese</i> , Belastungsuntersuchungen des Oberschenkels unter der Annahme des Knickens, Mit 12 Abbildungen im Text	405
<i>G. Geiger</i> , Untersuchungen über die topischen Verhältnisse beim Vorfall des Uterus bicornis der kleinen Wiederkäuer, dargestellt bei der Ziege. Mit 2 Abbildungen im Text	453
Buchbesprechungen	473

Viertes Heft

Ausgegeben im Februar 1957

Seite

<i>T. H. Barry</i> , The ontogenesis of the sound-conducting apparatus of <i>Bufo angusticeps</i> Smith, With 32 text-figures	477
<i>Rembert Watermann</i> , Die Entwicklung des subfornikalen Organes beim Menschen. Mit 2 Abbildungen im Text	545
<i>Margarete Kallner</i> , Die Muskulatur und die Funktion des Schulter- gürtels und der Vorderextremität des Orang-Utan, Mit 39 Ab- bildungen im Text	554
Buchbesprechung	665

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen
Direktor Prof. Dr. E. Blechschmidt

Entwicklungsfunktionelle Untersuchungen an der menschlichen Keimscheibe

**(Die Entwicklungsbewegungen bei der Entstehung der Metamerie,
 Beiträge zu einer exakten Funktionellen Anatomie als Grundlage
 für experimentelle Untersuchungen)**

Von

E. Blechschmidt

mit 14 Textabbildungen

Einleitung

Experimentelle Untersuchungen an der menschlichen Keimscheibe liegen nicht vor. Bei der großen Seltenheit, mit der junge menschliche Eier in überlebendem Zustande zur Beobachtung kommen, ist es einstweilen auch unwahrscheinlich, daß experimentelle oder physiologische Untersuchungen an derartigen Objekten angestellt werden können. Andererseits sind Analogieschlüsse aus Tierexperimenten nicht ausreichend und auch nicht unbedingt für die menschliche Entwicklung beweisend. Der einzige Weg, der hier einstweilen weiterzuführen scheint, ist der Weg entwicklungsfunktionell morphologischer Untersuchungen. Hier sind heute neue Wege möglich. Seitdem durch die Untersuchungen, die Heuser und Streeter (1941) sowie Hertig und Rock (1941 und später) durchgeführt haben, ein größeres descriptiv anatomisches Tatsachenmaterial aus der menschlichen Frühentwicklung vorliegt, besteht die Möglichkeit, die Gesichtspunkte und Methoden der entwicklungsfunktionellen Anatomie, von der ich gesicherte Ergebnisse seit einer Reihe von Jahren vorgelegt habe, nun auch bei Fragen der menschlichen Primitiventwicklung anzuwenden (Blechschmidt Naturw. Rundschau 1954, Acta Anat. 1955, Morph. Jahrb. 1956, ebenda ausführliches Literaturverzeichnis).

Untersuchungen unter funktionellen Gesichtspunkten erscheinen auf embryologischem Gebiete um so dringlicher, als auch viele moderne Arbeitsrichtungen, die durch Anwendung von chemischen

Methoden bessere Einblicke in den Ablauf von Entwicklungsvorgängen zu gewinnen suchen, ihrerseits eine breitere Fundierung der funktionellen Anatomie verlangen. Die entwicklungsphysiologischen Vorlesungen Kühns (1955) geben hierzu in jedem Kapitel Anregung. Seitdem bekannt ist, daß sowohl die Embryonalentwicklung des Bewegungsapparates als auch die des Digestions- und Nervensystems in unerwartet hohem Maße von funktionellen Faktoren abhängig sind (Blechschmidt 1955), ist von Interesse geworden, in Erfahrung zu bringen, ob auch die Entstehung der Primitivorgane auf die Mitbeteiligung funktioneller Faktoren angewiesen ist. Um die Beantwortung dieser Frage wenigstens einmal vorzubereiten, wurde die vorliegende Untersuchung angestellt.¹

Gesichtspunkt und Methode

Da Entwicklungsvorgänge besonders langsame Reaktionen (auf äußere Reize) mit relativ hoher Latenzzeit darstellen, ist es zweckmäßig, die Entwicklungsbewegungen, an deren raum-zeitlichem Ablauf wir die Entwicklung messend verfolgen können, aus der Folge einer möglichst langen Reihe von Zustandsänderungen zu ermitteln. Hierbei besteht funktionell-anatomisch die Aufgabe, die zusammengehörigen Lage-, Form- und Strukturänderungen der Körperteile während ihrer Entwicklung maßstäblich zu vergleichen. Solche Untersuchungen wurden bisher an menschlichen Keimscheiben und ihren Primitivorganen noch nicht vorgenommen. Die notwendigen Vergleichspräparate wurden weder erst systematisch gesammelt noch dann anschließend bei gleichem Vergrößerungsmaßstab untersucht und abgebildet. Die räumlichen Ausmaße der Zustandsänderungen, welche die Differenzierungen kennzeichnen, blieben daher unbekannt. Sie sind nie planmäßig erforscht worden. Meistens erschienen die Vorbereitungen, die zu solchen Untersuchungen notwendig sind und Jahrzehnte erfordern, aus Vorurteilen theoretisch uninteressant und praktisch aussichtslos:

Daher kommt es, daß wir immer noch sehr wenig von Entwicklungsvorgängen aussagen können und nicht einmal wissen, ob die Ontogenese ein ständiger „Fortschritt“ oder vielleicht nur eine Variation des ursprünglichen Zustandes der Eizelle unter jeweils veränderten Bedingungen ist.

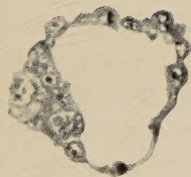
¹ Sie ist als Ausgangspunkt zu einigen nachfolgenden Untersuchungen gedacht.

Befunde

Entwicklungsfunktionelle Faktoren bei der Entstehung des Embryonalknotens

(Das ungleichmäßige Wachstum des Eis während der ersten Vakuolisierungsvorgänge)

Nachdem eine große Anzahl junger menschlicher Keimscheiben sowohl durch Schnittserien als auch durch Rekonstruktionen bekannt geworden sind (Davis 1923, Payne 1925, Corner 1929, Heuser 1930, Jones and Brewer 1941, Hertig and Rock 1949, 1954 und zahlreiche frühere Untersucher), kann die Descriptive Anatomie der menschlichen Keimscheibe für die vorliegende Auf-



Rechts ist die Aufrichtung der Mesoblastkammer, die aus der Flüssigkeit in der Chorionhöhle und dem umschließenden Anlagematerial des Mesoblast besteht, nicht eigens durch Pfeile angedeutet.



Abb. 1. Wachstumsvorgänge zur Zeit der Implantation nach Beginn der Vakuolisierung. Zusammengehörige Lage-, Form- und Strukturänderungen während der Frühentwicklung. Während die äußeren Zellen sich am Implantationspol sammeln, dort vermehren und wachsen, erscheinen innen Zellen, die den Embryonalknoten bilden, lumenwärts abgedrängt. Die schon vor der Implantation begonnene Vakuolisierung greift unter fortschreitender Mesoblastbildung auf die innere Schicht des Trophoblast über. (Fortsetzung der abgebildeten Entwicklungsbewegungen s. Acta anatom **24** Abb. 1; 1955.) Ei Carnegie Nr. 8663 (108 Stunden alt.) Ei Carnegie Nr. 8020, etwa 7 Tage nach Hertig und Rock 1945 und 1954. a und b = Eipole. 1 und 2 = Vakuolisierungsräume. Vergrößerung beidemale etwa 289mal. Wie die folgenden Zeichnungen von W. Kircheiß gez.

gabe als ausreichend angesehen werden. Was jedoch fehlt, ist die Beschreibung der Bewegungsvorgänge, die aus der Folge der nachgewiesenen Entwicklungszustände ermittelt werden können. Die Art und Weise, wie sich die anatomisch bekannten Bestandteile eines im Wachstum befindlichen menschlichen Eis an den Entwicklungsbewegungen eines menschlichen Keimes beteiligen und wie dabei die Lage-, Form- und Strukturänderungen der Baubestandteile koordiniert sind, ist für die Differenzierung wichtiger als man bisher vermutet hat. Hier haben wir daher einiges nachzuholen.

Der Entwicklungszustand des Eis Abb. 1 Nr. 8020 aus der Carnegie-Sammlung läßt folgendes bestimmen: Einen embryonalen Eipol (nahe bei a), einen abembryonalen Eipol (nahe bei b), zwischen beiden Polen die Polachse (a b), senkrecht dazu die Äquatorialebene des Eis, die außen am Ei die äußere Eioberfläche am Eiäquator schneidet. Der embryonale Eipol hat eine funktionelle Bedeutung als Implantationspol, der abembryonale als Eruptionspol. Dieser steht in dem abgebildeten Stadium bekanntlich im Begriff, sich nach dem Cavum uteri vorzuwölben. Als Hauptbestandteile des Eis lassen sich im Inneren Wandabschnitte und Vakuolisierungsräume unterscheiden (Acta Anat. 1955). In dem vorliegenden Zusammenhang interessieren uns jetzt nur die Entwicklungsbewegungen der Wand. Hierzu haben wir nunmehr festzustellen, daß die Wandvergrößerung des wachsenden „Implantationseis“ nicht gleichmäßig ist. Sie ist nur am „Eruptionspol“ klein, dagegen am „Implantationspol“ groß (s. unten). Am Implantationspol (embryonalen Pol) findet eine Abscherung des wachsenden Eis entlang der Uterusschleimhaut nicht statt. Der Trophoblast und das mütterliche Gewebe sind vielmehr innig miteinander verzahnt, ohne daß wir irgendwelche Anzeichen von Gleitbewegungen erkennen könnten. Am Implantationspol ist die Wand des Eis entsprechend der abgebildeten vorangegangenen exzentrischen Vakuolisierung im Ei sowie auf Grund eines exzentrischen Wachstums nach der erfolgten Implantation besonders dick. Schon dies deutet auf Bewegungsunterschiede der örtlichen Differenzierungen hin. Im Momentbild betrachtet lassen sich strukturell in dem abgebildeten Stadium (Abb. 1) lokal charakteristische Differenzierungszustände im Präparat unterscheiden: der Ektoblast, der Entoblast und der Mesoblast. Der Ektoblast (physiologisch Trophoblast) hat mit der Uterusschleimhaut bzw. mit dem Sekret in der Uterushöhle Kontakt, der Entoblast dagegen steht nur mit dem

Mesoblast in Berührung. Dieser Mesoblast, das primitivste Bindegewebe des Eis, ist nahe dem in Eruption, im Zustande der Vorwölbung gegen das Cavum uteri, befindlichen abembryonalen Eipol weiträumig vakuolisiert. Der Raum seiner Gewebsvakuolen ist das primäre Blastocoel, das Exocoel oder die primitive Chorionhöhle (primitiver Magmaraum). Er gleicht die Wachstumsdifferenz zwischen dem äußeren und inneren Epithel, dem Ektoblast und Entoblast, aus. Er ist ursprünglich nicht als Vakuolisierungsraum in einem Stoffwechselfeld mit räumlich geordneten Stoffwechselbewegungen (Bleichschmidt 1955) aufgefaßt worden.

Der Entwicklungszustand läßt sich als Momentbild von Entwicklungsbewegungen beurteilen, sobald wir die Vorentwicklung berücksichtigen. Ihre wichtigsten Phasen sollen der Vollständigkeit halber hier kurz in ihren allgemeinen Merkmalen aufgezählt werden. Dem abgebildeten Momentbild des Entoblast (Zellgruppe zwischen 2 und b in Abb. 1) gehen folgende Bewegungsvorgänge voraus:

1. Eine exzentrische Vakuolisierung des Eis. Diese Phase beginnt mit dem Abschluß des Morulastadiums [Hertig und Rock (1954)].

2. Im Verlauf der Vakuolisierung: Bildung einer inneren Eioberfläche entlang dem Vakuolisierungsraum (Abbildungen bei Hertig und Rock, 1941, 1945, 1954).

3. Nunmehr ungleichmäßiges Wachstum der Eiwand diesseits und jenseits vom „Vakuolisierungsraum“ im Rahmen lokal ungleicher Wachstumsbedingungen der Zellen.

4. Damit im Zusammenhang im Rahmen der Diffusionsvorgänge des Wachstums Vordrängung des Entoblast in Richtung gegen (b), so daß dieser im Stadium Abb. 1 als Hochrelief an der Innenseite des Trophoblast, als der bekannte Embryonalknoten erscheint.

5. Nach dessen Wachstum erneute Vakuolisierung nunmehr unter Bildung einer allmählich einheitlichen Amnionhöhle. Jedoch zunächst noch keine Vakuolisierung an der Ventralseite des Embryonalknotens, also zunächst noch keine Entstehung eines Dottersacks.

Das Resultat dieser Entwicklungsbewegungen ist in unserer Abb. 1 schematisch nur durch zwei „Bewegungspfeile“ zusammengefaßt. Diese sollen bedeuten, daß alle Bestandteile des im Wachstum befindlichen Eis sich an der abgebildeten einheitlichen Entwicklungsbewegung beteiligen und dadurch einen morphologisch näher bestimmbaren „entwicklungsfunktionellen“ Zusammenhang der Eibestandteile anzeigen (Bleichschmidt 1955). Dies haben wir im folgenden nun genauer zu untersuchen.

Funktionelle Faktoren bei der Entstehung der Keimscheibe

Nachdem das Ei implantiert ist, beginnt es die Decidua capsularis in Richtung des geringsten Widerstandes in das Cavum uteri vorzuwölben. Dabei zeigt die Wand des Eis an seinen beiden Polen verschiedene Wachstumsgeschwindigkeiten. Das Ei entwickelt sich an

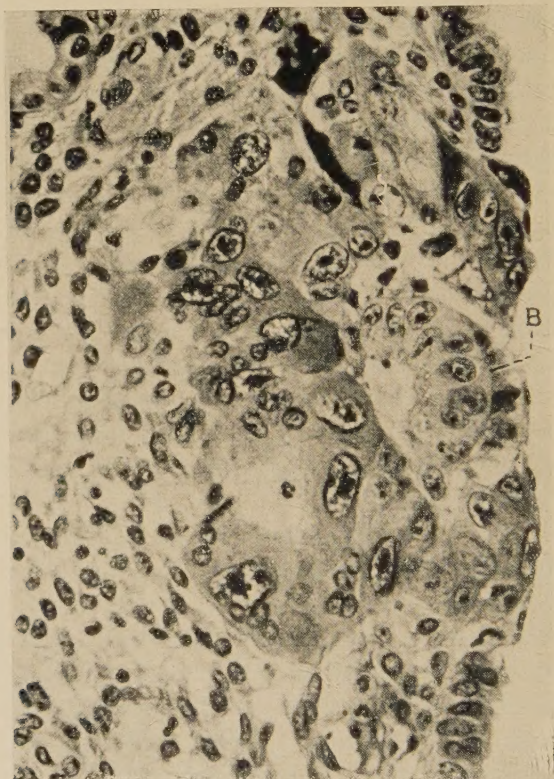


Abb. 2. Im Entoblast, der noch die Form eines Knotens hat (Embryonalknoten), beginnen die keilförmigen Epithelzellen in Richtung des geringsten Widerstandes auszuweichen und dabei die Amnionhöhle zu eröffnen. Ausschnitt aus dem Ei Carnegie Nr. 8155, etwa 8 Tage Hertig und Rock 1949. Bei (B) = Basalmembran. Vergr. etwa 380mal. Ungefähr dieselbe Vergrößerung, wie bei Abb. 3 und 4.

seinem oberflächlich gelegenen und an seinem tiefen Pol verschieden. Wir nannten den mit der Decidua capsularis vorgewölbten Eipol den Eruptionspol und unterschieden ihn vom Implantationspol. An beiden Polen differenzierten sich die Bestandteile des Eis lagebedingt mit verschiedenen Entwicklungsbewegungen. An den beiden Orten wird die Wand des Eis ortsgemäß extrem verschieden

groß und verschieden dick. Während der Flüssigkeitsgehalt im Inneren des Eis durch turgescente Vakuolisierung zunimmt, wächst die Entfernung zwischen den beiden Eipolen. Dabei wölbt sich der Embryonalknoten in Richtung des geringsten Widerstands (Abb. 2). Dieser Prozeß dauert nur kurze Zeit (Altersangaben bei Hertig und Rock). Denn sobald das Volumen des Magmas zunimmt (Abb. 3),

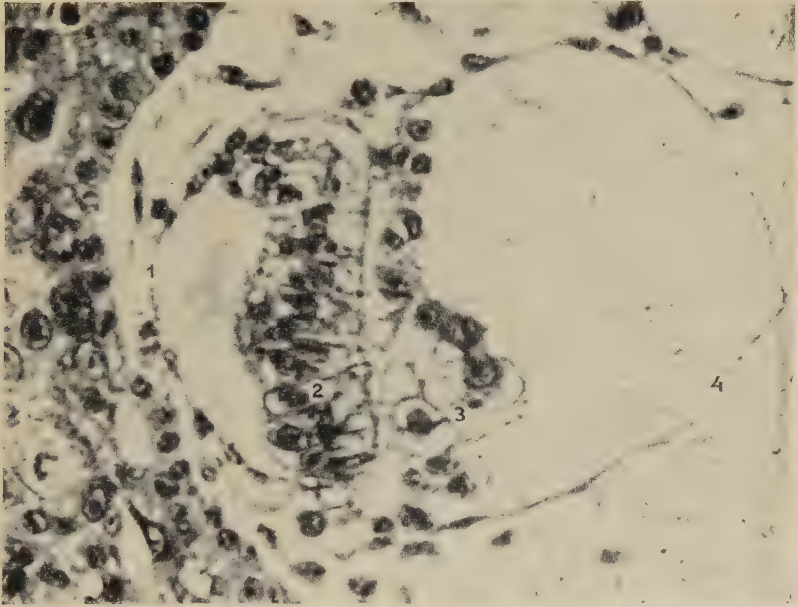


Abb. 3. Das Wachstum der Basalmembran bleibt hinter dem des Ektoderm zurück. Das Entoderm wird im Wachstum behindert. Seine Zellen nehmen im Vergleich zum Stadium Abb. 1 an Höhe zu. Ausschnitt aus dem Ei Carnegie Nr. 7699, etwa 11 Tage, Hertig und Rock 1941. (1) = Amnion (Amnionepithel). (2) = Ektoderm. (3) = Entoderm. (4) = primitive Dottersackwand (Heusersche Membran). 1 + 2 + 3 + 4 zusammen = Entocyst. Dieselbe Vergrößerung wie bei Abb. 2 und 4.

stellen sich die Zellen im Übergangsgebiet zwischen dem ehemaligen Ekto- und Entoblast¹, den gegebenen Wachstumsspannungen folgend, quer zur Polachse des Eis ein.² Dadurch wird der Embryonalknoten vom Epithel des Ektoblast gut unterscheidbar und erscheint nun rings vom Mesoblast umschlossen (Abb. 3)³. Die Größenverhält-

¹ Schicht links neben (1).

² Dabei entsteht das Amnion. Die Ausrichtung der Zellen in Form des Amnions geschieht beim Wachstum des Eis während der Periode (Abb. 1). Dabei dehnen sich die Zellen zwischen dem Embryonalknoten und dem Trophoblast in radiärer Richtung zum Äquator aus (Abb. 1).

³ Maßgebend ist dabei die „Aufrichtung der Mesoblastkammer“ Abb. 1.

nisse, in denen sich diese Entwicklungsbewegungen in streng koordinierter Weise vollziehen, wurden bisher nie maßstäblich demonstriert.

Wie ein Vergleich unserer Abbildungen uns schon oben zeigte, ist das Wachstum des Ektoblast und Entoblast zur Zeit der Entstehung des Blastocyst different. Die Entwicklungsbewegungen der genannten different erscheinenden Eibestandteile sind also ungleich. Das heißt, schon die ersten Primitivorgane unterscheiden sich durch ihr entwicklungskinetisches Verhalten. Das unterschiedliche Bewegungsverhalten der verschiedenen Schichten kennzeichnet die Differenzierung des Blastocyst (Bildunterschriften Abb. 1—3).

In dem bekannten Stadium Abb. 3 (Carnegie 7699, Hertig and Rock 1941) ist die Außenwand des Vakuolisierungsraums, der die beiden inneren Eiblasen umgibt, gleichmäßig gewölbt. Die wandständigen Zellen sind plattgedrückt und zeigen im Gegensatz zu den kräftigeren Zellen des Ektoblast wenig mechanische Aktivität. Nur die Zellen des Syncytiotrophoblast weisen Anzeichen entwicklungsdynamisch aktiven Funktionierens auf. Die dem Mesoblast angrenzenden Zellen des Ektoblast zeigen in Abb. 3 an der dem Entoblast nahe benachbarten Seite der inneren Eioberfläche links von (1) starre Zellgrenzen (Zellschicht des sog. Cytotrophoblast). Die Zellen haben hier im Vergleich zum zellgrenzenfreien Syncytium eine relativ große Ortsfestigkeit. Der Cytotrophoblast zeigt Anzeichen relativer Bewegungsarmut. Eine ähnliche Bewegungsarmut verraten auch die Zellen im Entoblast. Dagegen zeigen die der Decidua basalis angrenzenden Zellen des Syncytiotrophoblast namentlich im Stadium Abb. 2 deutliche Merkmale besonders großer äußerer und innerer Beweglichkeit. Hier haben die Zellkerne sehr wechselnde Lagebeziehungen zueinander. Die äußere Zellschicht läßt sich mit einer brodelnden Flüssigkeit vergleichen. In dem diathelialen Feld der Oberflächenschicht des implantierten Eis und des angrenzenden vaskularisierten mütterlichen Gewebes erscheinen die eieigenen und eifremden Austauschstoffe in Form des bekannten „Bürstensaums“ eng miteinander verzahnt (funktionelle Struktur des Bürstensaums an diathelialen Grenzschichten mit lebhaftem Stoffaustausch). Zum Unterschied von dem im Blastocyst-Stadium schichtweise verschieden beweglichen Ektoblast weist der Entoblast zunächst noch keine stärkeren Bewegungsunterschiede in seinem Inneren auf. Diese kommen bei dem in Abb. 2 und 3 wiedergegebenen Stadien erst in Gang.

In allen diesen im Schrifttum eingehend beschriebenen Eiern findet sich seit der Entstehung des Embryonalknotens, also seit der frühen Vorwölbung der inneren Eiwandoberfläche in das Lumen des Exocoel, an der konvex gespannten Seite des Embryonalknotens eine kräftige, nach Ausweis der vielen bei Tierexperimenten allge-



Abb. 4. Am Ektoderm beginnen sich konvexe und konkave Abschnitte mit unterschiedlichem Keilepithel zu unterscheiden. Ausschnitt aus dem Ei Carnegie Nr. 7801, Heuser, Hertig, Rock 1945. Bei (1) = Amnionepithel. Bei (2) = Amnionbindegewebe. Wieder dieselbe Vergrößerung wie bei Abb. 2 und 3.

meingemachter Beobachtungen in vivo gespannte Basalmembran (Abb. 2 und 3). Diese stellt in den Stadien (Abb. 2 bis 4) einen Funktionspartner des kräftigen Epithels der „dorsalen Eiblaste“ dar (Abb. 4). Während der Entoblast entlang der Basalmembran vorzugsweise flächenhaft wächst, bleibt die Basalmembran kurz (Abb. 2.

bis 4). Das Flächenwachstum des Entoblast zeigt sich entlang der kurz bleibenden Basalmembran behindert. Wie für lokal behindertes Flächenwachstum kräftiger Epithelien als Regel nachgewiesen ist (Blechschmidt 1954), finden wir den Entoblast über der Mitte der Basalmembran besonders verdickt (Abb. 3). Der örtlich besonders dick gewordene Abschnitt des Entoblast stellt in den Entwicklungsphasen (Abb. 2 bis 4) den kinetisch führenden Teil der jungen Keimscheibe, das primitive Ektoderm, das primitive äußere Keimblatt der Keimscheibe dar. Während dieses Ektoderm frühzeitig besonders kräftig wächst, krümmt sich die primitive Keimscheibe (Abb. 2 bis 4). Dabei findet keine Faltung der Basalmembran statt. Diese wird also nicht gestaucht, sondern wird offensichtlich nach derselben Regel, die auch sonst für Basalmembranen gilt, auf Zug beansprucht. Die Annahme, daß die Basalmembran des Ektoderm als Halteapparat des Ektoderm funktioniert, läßt sich mehrfach begründen.

Erst an der vom Ektoderm abgewandten Seite der Basalmembran finden sich Anzeichen von Stauchung. Mit zunehmender Krümmung der Basalmembran bildet sich ja bekanntlich an ihrer Konkavseite eine Verdichtung des Zellgewebes, das primitive Entoderm (Abb. 3). Auch die primitiven Keimblätter haben also schon zur Zeit ihrer Entstehung differente Entwicklungsbewegungen. Ähnliche funktionelle Unterschiede sind auch beim primitiven Ektoderm und Entoderm von Hühnerkeimscheiben und auch beim präsumptiven Ektoderm und Entoderm von Amphibien nachweisbar. Allerdings sind die Entwicklungsbewegungen bei jenen Keimblättern weniger kompliziert als beim Menschen.

Während das Ektoderm und Entoderm durch ihre angrenzenden Basalmembranen fest aneinander haften, löst sich die Heusersche Membran von der Keimscheibe ab. Dies geschieht während der zunehmenden Krümmung der Keimscheibe wiederum durch Vakuolisierungsvorgänge. Auch diese Vakuolisierung geht mit einseitigen Dehnungen einher: Während an der dem Chorion zunächst gelegenen Seite des ehemaligen Embryonalknotens durch zunehmende Vakuolisierung das Amnion vom Ektoderm abgehoben wird und dieses sich dabei dehnt, wird wenige Zeit später eine analoge Gewebsschicht als Dottersackwand vom Entoderm abgehoben und dabei ebenfalls gedehnt. Sowohl die Differenzierung des Amnion (Abb. 3 bei 1) als auch die Differenzierung der Heuserschen Membran (Abb. 3 bei 4) ist wiederum an differente Entwicklungsbewegungen geknüpft. Auch diese Entwicklungsbewegungen ent-

sprechen wieder der allgemeinen Entwicklungsregel, daß die lokalen Differenzierungen sich immer im Rahmen eines „funktionellen“ Systems vollziehen. Die Gewebsschichten, die gedehnt werden, entwickeln sich relativ dünn. Im Stadium Abb. 3 erscheint an der dorsalen Seite der Keimscheibe das Amnion und an der ventralen Seite der Dottersack (die Heusersche Membran) den örtlichen Wachstumsbedingungen entsprechend dünn (Abb. 3 bei 4). Nur das Ektoderm entwickelt sich seiner Lage entsprechend als Hauptteil der Keimscheibe kräftig. Nur dieses Ektoderm haben wir entwicklungs-dynamisch als den ersten aktiv funktionierenden Teil der Keimscheibe anzusehen. Von ihm wird nicht nur allmählich die Ausrichtung des bindegewebigen Keimblatts, sondern auch der Energieverbrauch im Innern der Keimscheibe und damit die Topik der späteren Arterialisierung des Mesoderm entscheidend bestimmt. Hierauf werden wir noch zurückkommen. Einstweilen halten wir nur fest, daß der Embryonalknoten an zwei Seiten vakuolisiert wird, entlang dem Ektoderm und entlang dem Entoderm. Den so vakuolisierten Embryonalknoten nennen wir in der Topographischen Embryologie den Entocyst (Bildunterschrift Abb. 3).

Funktionelle Faktoren bei der Entstehung des Haftstiels

In Abb. 5 ist die ungefähr 0,23 mm große Keimscheibe eines Eis (28. 11. 50) nach einer Wachsplattenrekonstruktion abgebildet. An der Keimscheibe ist das Amnion (Amnionepithel mit Amnionbindegewebe) entfernt, so daß die Ränder des Ektoderm vom Lumen der Amnionhöhle aus sichtbar sind. Auch diese Keimscheibe stellt nur ein Momentbild von Entwicklungsbewegungen dar. Die Intensität dieser Entwicklungsbewegungen läßt sich aus einem Vergleich der abgebildeten Rekonstruktion mit dem Modell der älteren Keimscheibe (Abb. 6) ermessen. Der Vergleich der beiden Keimscheiben zeigt bei Berücksichtigung der zugehörigen Schnittserien folgendes Verhalten: Während das Ektoderm seine Oberfläche vergrößert, ordnet sich das Randmesoderm der Keimscheibe mit seinen Bindegewebsmaschen zunächst nahezu zirkulär zum Mittelpunkt der Keimscheibe an (doppelte Kontur der Keimscheibe Abb. 5 links). Nachdem diese Anordnung des Bindegewebes am Rande der Keimscheibe entstanden ist, gibt das Randmesoderm an einer einzigen Stelle dem Wachstum des Ektoderm nach (Abb. 5 rechts oben), während es an allen übrigen Punkten seiner Circumferenz an Nachgiebigkeit verliert und sich diametral gegenüber dem Punkte der

stärksten Nachgiebigkeit zu einem Halteapparat verfestigt. Der nachgebende Teil des Randmesoderm bildet den Entfaltungsrand (Abb. 5 bei 3), der extrem verfestigte Abschnitt den Haftstiel (Abb. 5 bei H). An dem Entfaltungsrand schiebt sich das Ektoderm mehr und mehr gegen das Innere des Magma-raums vor (gestrichelte Linie bei 3 in Abb. 5): Die Keimscheibe wächst exzentrisch (Abb. 5 und 6). Ihr Mittelpunkt ändert fort-

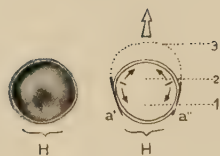


Abb. 5. Exzentrisches Wachstum der Keimscheibe. Beachte die Größenunterschiede. Ausschnitt aus dem Ei 28.11.50 Göttinger Sammlung, Wachsplattenrekonstruktion einer Keimscheibe mit einem größten Längendurchmesser von etwa 0,23 mm. Bei (1) Primitivstreifen. Bei (2) Entfaltungsplateau der Keimscheibe. (3) Entfaltungsrand. Am kaudalen Ende (H) = Haftstiel. Gegenüber bei (3) antikaudales Ende der Keimscheibe. Dieselbe Vergrößerung wie bei Abb. 6 (etwa 38mal).

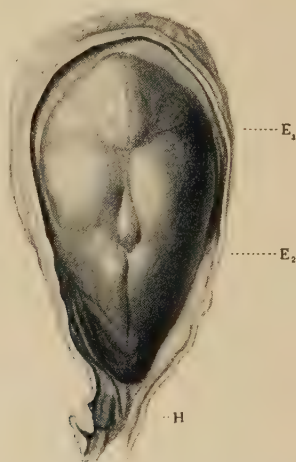


Abb. 6. Ausschnitt aus dem Ei Carnegie 5960, Heuser 1932. Keimscheibe mit einem größten Längendurchmesser von etwa 1,6 mm. Zwischen den Niveaulinien (E1 bis E2) Neuralplatte der Keimscheibe. H = Haftstiel. „Antikaudales“ Ende der Keimscheibe oben.

gesetzt seine Lagebeziehung zum Haftstiel. Sobald das Randmesoderm kaudal und am Entfaltungsrand different ist, weist die Keimscheibe in ihren einzelnen Abschnitten unterschiedliche Entwicklungsbewegungen auf. Nahe am Haftstiel zeigen die Entwicklungsbewegungen keine nennenswerte Geschwindigkeit, wohl aber am Entfaltungsrand (Abb. 5). In der erstgenannten Region differenziert sich die Keimscheibe zum Primitivstreifen (Abb. 5 bei 1), in der letztgenannten dagegen zum Entfaltungsplateau (Gegend bei 2

in Abb. 5). Beide Keimscheibenbezirke stellen in ihrem Bewegungsverhalten Extreme dar, die unscharf ineinander übergehen.

Bei den Entwicklungsbewegungen des Entfaltungsplateaus stellt das seitliche Randmesoderm Uferböschungen für den Wachstumsfluß des an Länge zunehmenden Ektoderm dar. Die „Quelle“ dieses Flusses liegt dicht vor dem Haftstiel. Sie bildet das kaudale Ende der Keimscheibe, während die „Mündung“ am Entfaltungsrand das antikaudale Ende der Keimscheibe bildet. Zwischen beiden Enden zeigt sich das Ektoderm in seinem Wachstum entlang der Basalmembran behindert. Hier wird das Ektoderm, wiederum der schon genannten Regel entsprechend, (Bleichschmidt 1954 und vorangehende vorläufige Mitteilungen) lokal besonders dick und drängt dabei seine Zellkerne in Richtung des geringsten Widerstandes gegen die freie, nicht im Flächenwachstum behinderte Oberfläche ab. Die Zellkerne häufen sich nahe der vom Fruchtwasser benetzten Oberfläche des Ektoderm und bilden hier im Entlastungsgebiet der Zellen die bekannten ventrikulären Mitosen (Funktionelle Faktoren bei der Entwicklung des Rückenmarks, Bleichschmidt z. Anat. Ent. **119**, 112–130 (1955)).

Der zentral verdickte Abschnitt der Keimscheibe wird unter normalen Umständen regelmäßig zum Keimzentrum des Embryo. Dieses Zentrum liegt an der Grenze zwischen dem am meisten beweglichen und am meisten unbeweglichen Abschnitt der Keimscheibe. Es ist zunächst fast nur ein Punkt in der Keimscheibe. Kaudal von diesem Punkt fehlen größere Bewegungsunterschiede zwischen dem Ektoderm und Entoderm beim Wachstum der Keimscheibe. Dort sind besonders im Gebiet der sog. Cloakenmembran keine deutlichen Grenzen zwischen den Keimblättern nachweisbar. D. h.: Die bekannte Differenzierung der Keimscheibe an ihrem kaudalen und antikaudalen Ende geht mit differenten Entwicklungsbewegungen einher. Nur antikaudal haben die primitiven Keimblätter relativ zueinander differente Entwicklungsbewegungen und sind deshalb dort histologisch gut voneinander unterscheidbar.

Mit Beginn des exzentrischen Wachstums der Keimscheibe ändert sich nicht nur die Lage der Keimscheibe zum Haftstiel, sondern auch die äußere Form der Keimscheibe. Sie behält nur im Primitivstreifengebiet ihre ursprüngliche dorsalwärts konkave Schalenform (obige Abb. 2), wölbt sich jedoch im Bereich des Entfaltungsplateaus dorsalwärts konvex in die Amnionhöhle (Abb. 5 links: Heller Halbmond; rechts: Feld 2). In sagittalen Schnittpreparaten

zeigt die Keimscheibe dadurch S-Form (Abb. 7 rechts). In dem Stadium Abb. 5 ist das Entfaltungsplateau konvex gegen das Amnion gewölbt (Zone bei 2), dagegen der Primitivstreifen konkav (Zone bei 1). Wie ein Vergleich mit dem Entwicklungszustand (Abb. 2) ergibt, ist die Konvexität in der Entfaltungszone sekundär. Dies zeigt, daß das Flächenwachstum der Keimscheibe an ihrer Außenseite (Dorsalseite) größer ist als an ihrer Innenseite (Ventralseite). Erst nach dieser Vorentwicklung beginnt die Mesodermbildung der Keimscheibe.

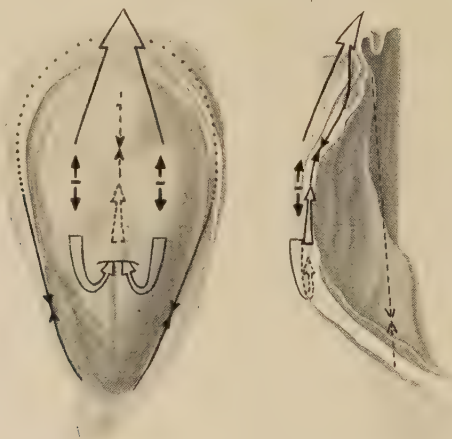


Abb. 7. Dasselbe wie zuvor (links in Dorsalansicht, rechts im Sagittalschnitt, Schema). Die divergenten und konvergenten Doppelpfeile zeigen die Hauptwachstumsrichtungen des Ektoderm und des Entoderm relativ zueinander. Die konturierten Pfeile deuten die Wachstumsbewegungen der Keimscheibe relativ zum Haftstiel an. Vgl. hiermit Brandt (1949), S. 71.

Funktionelle Faktoren bei der Gastrulation und bei der Mesodermbildung der Keimscheibe

Die bisher beschriebenen Entwicklungsbewegungen bedeuten eine Bereitstellung von reaktionsfähigem Material für neue Entwicklungserregungen, die im zentralen Bereich der Keimscheibe zur Bildung des Embryo führen. Die Größe dieses Bezirks läßt sich aus dem Vergleich von Abb. 5 mit Abb. 6 ersehen. In Abb. 6 ist die Heuser'sche Rekonstruktion der etwa 1,6 mm großen menschlichen Keimscheibe im gleichen Maßstab wie unsere 0,23 mm große Keimscheibe Abb. 5 dargestellt. Hier finden wir jetzt im Entfaltungsplateau örtlich verschiedene Entwicklungsbewegungen als Zeichen der fortschreitenden Differenzierung.

Das Zustandsbild in Abb. 6 ist folgendes: Zwischen E_1 und E_2 besitzt die Keimscheibe eine links und rechts nicht ganz bis zum lateralen Rand der Keimscheibe reichende Neuralplatte. Bei E_1 liegt die antikaudale Grenze dieser Platte. Bei E_2 befindet sich der Primitivknoten, dem sich die Primitivgrube und dann die Primitivrinne kaudalwärts anschließen. Antikaudal über E_1 liegt



Abb. 8. Abfaltung der Neuralplatte vom Neuralstreifen. Siehe hierzu den nachfolgenden Schnitt, sowie Abb. 12 (schraffierte Schnittfläche oben). Ausschnitt aus dem Ei „Da 1“ Basler Sammlung (Rekonstruktion Ludwig 1928). Eine Keimscheibe mit einem größten Durchmesser von etwa 1,85 mm. Bei (M_1) = Maximum der Dorsalflexion der Keimscheibe ähnlich M_2 in Abb. 13. H = Haftstiel. Im antikaudalen Teil der Keimscheibe sind die Neuralwülste von einem breiten Randstreifen umgeben. Dieselbe Vergrößerung wie zuvor (etwa 38mal).

das Anlagegebiet des späteren Herzwulstes. Lateral von der Platte findet sich als schmaler Saum die vorläufig noch sehr primitive, seitliche bzw. später ventrale Körperwand der Paraneuralstreifen und außerhalb davon der Randstreifen. Nur in der eigentlichen Neuralplatte sind medial die Neuralrinne und lateral davon die Anlagen der Neuralwülste zu sehen. Deren mediale Böschungen pflegen unter normalen Umständen zum Neural-

rohr weitergebildet zu werden, während ihre lateralen Seiten als Vorläufer der dorsalen Körperwand angesehen werden müssen. Eine eigentliche Rumpf-Schwanzknospe und eine schon mit hohen Neuralwülsten versehene Kopf-Halspartie, wie wir sie in dem Stadium Abb. 8/a sehen, fehlen noch.

Die Entwicklungsbewegungen, die zur Entstehung des Embryo führen, lassen sich aus den Gastrulationsbewegungen (Abb. 7) erschließen. Das Charakteristische dabei ist folgendes. Das Ektoderm wächst ungleichmäßig: Es besitzt damit, daß seine Wachstumswiderstände der Lage entsprechend lokal ungleich sind, eine kaudal antikaudale Hauptwachstumsrichtung relativ zum Haftstiel. Das Wachstum des Ektoderm läßt sich während der Bildung der Niveauunterschiede zwischen dem Entfaltungsplateau und dem Primitivstreifen (Abb. 5) und während der Bildung der Neuralwülste topographisch in allen drei Dimensionen näher bestimmen (Pfeile Abb. 7). Es ist durch das verschiedene Niveau des Entfaltungsplateaus und des langsamer wachsenden Primitivstreifens von der Lagebeziehung der Keimscheibe zum Haftstiel abhängig. Wenn das Wachstum der Keimscheibe im Sinne der Pfeile (Abb. 7) weit genug fortgeschritten ist, wird an der Grenze zwischen den beiden Bezirken die lokale Umbildung der Keimscheibe zum sog. Primitivknoten deutlich. Hier zeigen die Ektodermzellen nun kaudalwärts divergente Zellgrenzen.

Der Zellverband mit diesen Zellgrenzen ist somit ein kaudal divergentes Keilepithel (Blechschmidt 1955). Dieses Keilepithel wird beim fortschreitenden Wachstum des Ektoderm kaudalwärts auf dem Primitivstreifen abgerollt. Dabei wird der Primitivknoten fortgesetzt durch neue Ektodermzellen, die von kaudal nachdrängen, ersetzt (untere Spitzen der schwarzen divergenten Doppelpfeile in Abb. 7). Das Ektoderm des Entfaltungsplateaus breitet sich wie ein Teppich, der über den Primitivstreifen ausgerollt wird, gegen das kaudale Körperende aus. Bei diesem Abrollen des Ektoderm werden median längere Abschnitte des Primitivstreifens vom Ektoderm überlagert und zum Kopffortsatz differenziert. Der Kopffortsatz zeigt infolge des Wachstums der ganzen Keimscheibe, an der auch er sich durch Mitosen beteiligt, vom Haftstiel aus gesehen in antikaudaler Richtung (Pfeilspitzen am Rande der schematisch gezeichneten Primitivgrube Abb. 7 und gestrichelter Doppelpfeil Abb. 7). Durch diesen wiederum nicht isoliert verlaufenden Bewegungsvorgang erscheint im

Stadium Abb. 7 ein großer Teil des Ektoderm und insbesondere der Kopffortsatz vom Haftstiel aus betrachtet in antikaudaler Richtung in die Tiefe gewachsen (punktierter Pfeil). Auch der zum Kopffortsatz weiterentwickelte Teil der Keimscheibe zeichnet sich somit wieder durch ein eigenes Bewegungsverhalten aus.

Das Bewegungsbild Abb. 7, das unseren fixierten Objekten entspricht, stimmt so im Schema mit den experimentellen Befunden bei den Hühnerkeimscheiben überein (Brandt 1951, Abb. 52). Auch bei Hühnerkeimscheiben lassen sich lokale Entwicklungsfaktoren von den funktionellen Faktoren, an denen die ganze Keimscheibe beteiligt ist, unterscheiden.

Während der Kopffortsatz die Wölbung des Entfaltungsplateaus nur im verringerten Maße mitmacht, erhebt sich lateral davon das Ektoderm in Form der Neuralwülste (Abb. 6 zwischen E_1 und E_2). Das so lokal stärker gewulstete Ektoderm bildet die Haupterhebungen des mehr zentralen Abschnitts der Keimscheibe, also der eigentlichen Neuralplatte. Dieses Epithel des Keimschilds bildet mit zunehmender Wölbung an seinem kaudalen und antikaudalen Rande Keilepithel. Das Keilepithel leitet das Längenwachstum der Neuralwülste ein (Abb. 8 und 9). An den normalen Entwicklungsbewegungen der Neuralwülste ist wiederum die lagebedingte Form der Zellen von Bedeutung (Abb. 8a).

Während des Wachstums der Neuralwülste sind die Wachstumsgeschwindigkeiten des Ektoderm und Entoderm nicht gleich. Ihre Differenz wird durch das Mesoderm ausgeglichen (Abb. 8a). Auch das Ektoderm, Entoderm und Mesoderm haben also ungleiches Bewegungsverhalten. Alle drei Keimblätter unterscheiden sich durch örtlich verschiedene wohl koordinierte Entwicklungsbewegungen, die sich nur aus Reihen aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien topographisch genauer ermitteln lassen.

Funktionelle Faktoren bei der Entstehung der Leibeshöhle und bei der Entstehung der Blutgefäße

Sobald die Keimscheibe in ihrer Entfaltungszone verbreitert ist, finden wir das Mesoderm, das als Gleitschicht zwischen dem Ektoderm und Entoderm funktioniert, antikaudal und lateral von den Neuralwülsten aufgelockert und dementsprechend vakuolisiert (Gewebsvakuolisierung Blechschmidt 1955). Die Geschwindigkeit, mit der diese Auflockerung entsteht, läßt sich aus der unterschiedlichen Oberflächenvergrößerung des Ektoderm und Entoderm

am Entfaltungsrand der Keimscheibe sowie aus den unterschiedlichen Änderungen der Wölbung des Ektoderm und des Entoderm



Kopffortsatz

Abb. 8a. Bildung der Leibeshöhle erfolgt durch Vakuolisierung im Mesodermwinkel zwischen Magmaraum, Amnionhöhle und Dottersackhöhle, sobald sich die Neuralwülste erheben. Ei Heuser 1945, Ei Ludwig 1928. Bei (c) = intraembryonales Coelom.

Ektoderm über dem Verweisungsstrich (c) = Randstreif. Vertikaler Ektodermabschnitt darüber = Paraneuralstreif (Vorläufer der primitiven dorsalen Körperwand). Weiter oben im Bild fast horizontal = Neuralepithel. Über der Mitte des Verweisungsstrichs: Kante der dorsalen Eiblase (= Ektoderm + Amnionepithel + Fruchtwasser). Zwischen Ektoderm und Entoderm: Kernreiche Zone des Mesoderm (Blechschmidt 1955, Abb. 9). Bei den Pfeilen stülpt sich das Keilepithel trotz des Flüssigkeitsdrucks in der Amnionhöhle in die Amnionhöhle hinein. Es leistet dabei mechanische Arbeit. Vergr. etwa 89mal.¹

ermessen (Bildunterschrift Abb. 8a). Auch dieser Entwicklungsvorgang ist wieder ein raum-zeitlich meßbarer Vorgang im funktionellen Sinne. Der Raum, den die Interzellulärsubstanz in diesem Vakuolisierungsgebiet erfüllt, ist das Embryocoel, das primitive Cavum pleuro-pericardiale, die Anlage des intraembryonalen Coelom. Dieses entsteht nur im Bereiche des Randstreifens (Abb. 8a), also wiederum in einer Zone mit besonderen Entwicklungsbewegungen. In den mehr kaudalen Teilen der Keimscheibe kommt keine ähnliche Auflockerung und auch kein Embryocoel zustande. Dort entsteht an der scharfen Kante, die das Ektoderm mit dem Amnion bildet, eine schlauchförmige, alsbald der Nahrungsaufnahme

¹ Vgl. hiermit das nachfolgende Stadium: z. Anat. u. Ent. **119**, 112–130 (1955) Abb. 9, um daraus zu ersehen, daß die verschiedenen Strukturen dieser Keime verschiedene Entwicklungsbewegungen haben. Beachte, daß das Ektoderm dem Druck des „Fruchtwassers“ nicht nachgibt, wohl aber das Amnion.

des Embryo aus dem Chorion dienende kanalförmige Vakuolisierung, die Anlagen der Vv. umbilicales. Mit dieser Vakuolisierung geht eine gewebliche Auflockerung des Mesoderm einher, die zur Bildung der paarigen Aorten führt. Diese Auflockerung wird allmählich ventro-lateral vom Epithel der Neuralrinne (von kranial nach kaudal fortschreitend) durch die Vergrößerung des Winkels zustande gebracht, der zwischen den epithelialen Keimblättern während der Steilstellung des Neuralepithels gegen das Entoderm im Sinne der Pfeile Abb. 8a seitlich von der Chordaanlage entsteht. (Die Pfeile in Abb. 8a zeigen diesen Prozeß im Beginn.) Payne (1925) u. a. haben hierfür instruktive Rekonstruktionen publiziert. Näheres dazu zeigt der Schnitt 2 Anat. u. Entw. 119 (1955) Abb. 9, sowie die nachfolgende Abb. 12¹.

Behandelt man Embryonen, dieses Alters nach der Methode von Mac Manus mit dem Schiffschens Reagenz (Bleichschmidt 1955), so sieht man regelmäßig, daß die bisher als Spalten aufgefaßten Räume zwischen dem bindegewebigen und den beiden epithelialen Keimblättern in Wirklichkeit die Leiber der subepithelialen Zellen des bindegewebigen Keimblattes sind. Sie werden entlang den epithelialen Keimblättern so stark vakuolisiert, daß die Zellkerne des Mesoderm weit von den epithelialen Keimblättern abgedrängt werden. Die Topik der Vakuolisierung ist ein Zeichen für eine räumlich geordnete Verteilung der Stoffwechselbewegungen.

Funktionelle Faktoren bei der Abfaltung des „Embryo“ vom Haftstiel

Je mehr die Ektodermzellen, die sich am kranialen Ende der Neuralwülste befinden, divergente Zellgrenzen bekommen, und je mehr auch die Zellen auf den Kämmen der Neuralwülste zu Keilepithel werden (Abb. 8a), desto mehr wölben sich die Neuralwülste mit ihren Kämmen nicht nur in antikaudaler Richtung, sondern auch medialwärts in den Fruchtwasserraum vor (Pfeile Abb. 8a). Dabei kommt eine Wachstumsdifferenz zwischen dem Ektoderm und Mesoderm parallel zu den Pfeilen Abb. 9 zustande.

Das in Bewegung befindliche Ektoderm zieht die angrenzende Basalmembran in Richtung auf die mit Keilepithel besetzten Abschnitte des Ektoderm mit. Dadurch ändern sich die Dimensionierungen der Basalmembran. Je länger die Basalmembran in

¹ S. hierzu auch die nachfolgende Mitteilung: Vakuolisierungsvorgänge in der embryonalen Meninx und im Neuralrohr (Abb. 4).

longitudinaler Richtung wird, je mehr sie besonders in antikaudalen Dimensionen an Länge zunimmt, desto kürzer wird sie in den mediolateralen Richtungen. Eine analoge Verformung ist auch beim angrenzenden Mesoderm und bei dem tieferliegenden Entoderm nachweisbar. Damit bekommt die länger werdende Keimscheibe die

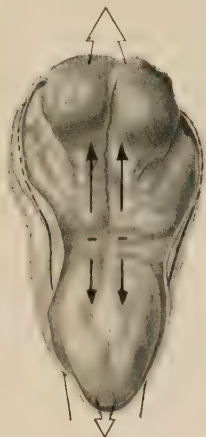


Abb. 9. Beginn der Krümmungsbewegungen des Embryo und Anfang der Segmentation. Vergleiche hiermit die folgenden Abbildungen. Gleiche Bedeutung der Pfeile wie bisher (Schema).

bekannte Sandalionform. Auch dieser Vorgang ist wieder eine systemartige Entwicklungsbewegung (Vergleiche Abb. 7 mit Abb. 8).

Während das Volumen der Amnionflüssigkeit, das Volumen des noch spärlichen Fruchtwassers, zunimmt, wölbt sich der schmale Teil der Keimscheibe weniger weit als ihre kaudalen und antikaudalen Enden in die flüssigkeiterfüllte Amnionhöhle vor (Region der Querstriche Abb. 9). Auf diese Weise entsteht, noch bevor es zum Verschluß der Neuralrinne kommt, eine Dorsalflexion der wachsenden Keimscheibe. Diese wird bei Verletzung des Dottersacks verstärkt, d. h. artefiziell übertrieben, fehlt aber bei allen bisher untersuchten Anlagen menschlicher Embryonen, selbst bei Amphibienkeimen niemals ganz (Abb. 10 und 13). Die Dorsalflexion kennzeichnet den Beginn einer neuen Bewegungskoordination. Jetzt entsteht die Gliederung des Embryo.

Funktionelle Faktoren bei der Entstehung der Somiten

Wie seit Ludwig (1928) bekannt ist, entwickelt sich das erste Somitenpaar an der schmalsten Stelle der Keimscheibe (Abb. 9). Dieser Entstehungsort liegt regelmäßig an der Stelle, wo zuerst ein Maximum der oben beschriebenen Dorsalflexion der Keimscheibe entsteht. Der Bewegungsvorgang läßt sich aus den folgenden Abbildungen erschen (Abb. 11—13).

In Abb. 11 sind zwei verschieden alte menschliche Embryonen in gleicher Vergrößerung dargestellt, die das kaudal fortschreitende Wachstum der Aorten zeigen. Ihr Wachstum ist durch den Descensus ihrer Nabelschnuräste anschaulich markiert (Abb. 11: verschieden

hoher Abgang der Äste der Aorten, welche die Wurzeln der Aa. umbilicales bilden). Aus dem Vergleich der Zustandsbilder läßt sich folgende Entwicklungsbewegung ersehen: Während der Embryo kaudal länger wird (Doppelpfeil), entrollen sich die kaudal zugewachsenen Abschnitte der Aorten (konturierter Pfeil). Im Rahmen



Abb. 10. Fortschreiten der Segmentation entsprechend den Entwicklungsbewegungen Abb. 11 und 12. Ausschnitt aus dem Ei Carnegie Nr. 4216 (Rekonstruktion Payne 1925). Neben dem Neuroporus caud. sind die Anlagen neuer Ursegmente entsprechend Abb. 12 im Entstehen. Wieder dieselbe Vergrößerung wie bei den Abb. 5, 6 und 8.

dieses Bewegungsvorgangs verformt sich das paraneurale Mesoderm, das sich dorsal von den Aorten befindet, im Sinne des Schemas (Abb. 12) zu den bekannten Ursegmenten (Abb. 13). Die abgebildeten Bewegungsvorgänge sind die kinetische Vorbedingung für die spätere Differenzierung im Innern der Somiten. Die differenten Entwicklungsbewegungen der Dermatome, Myotome und Sklerotome sind auf die abgebildeten Gesamtbewegungen des Embryo harmonisch abgestimmt. Ihre Demonstration erfordert noch eine besondere Mitteilung, die nicht in den Rahmen der vorliegenden Untersuchung gehört. Ich werde an anderer Stelle darauf zurückkommen.

Besprechung der Befunde

Über die Vorgänge bei der Gastrulation liegen umfangreiche Untersuchungen vor (zusammenfassende Literatur bei Kühn 1955). Danach weisen die Bewegungsvorgänge, die in vivo an Keimscheiben nachgewiesen sind, bei verschiedenen Vertebraten große Unterschiede auf. Viele Autoren, wie Schönmann (1938), Daniel, Yarwood (1939) und Holtfreter (1943) haben mit physiologischen Methoden

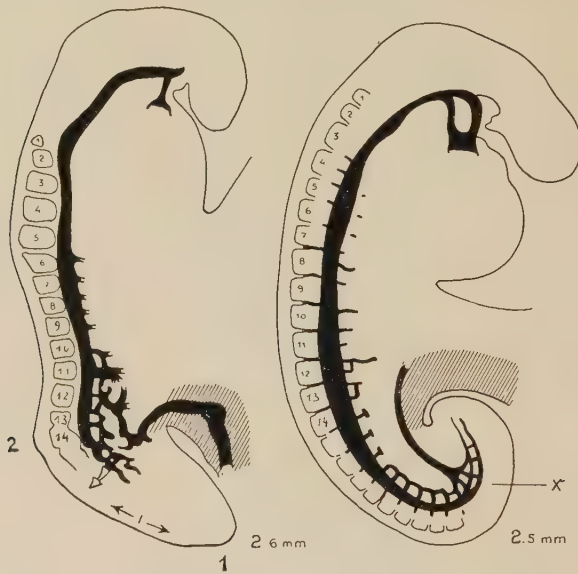


Abb. 11. Ausrollung der Aorten (konturierter Pfeil) zur Zeit des Wachstums der Rumpf-Schwanzknospe (Doppelpfeil). Embryo Felix 2,6 und 2,5 mm. Morph. Jahrbuch **41**, 577—614 (1910). Vergl. hiermit die querschnittenen Aorten in Abb. 12.¹

an lebenden Tierkeimen die große Kompliziertheit, die von Fall zu Fall bei verschiedenen Gastrulationen im Tierreich besteht, zum Gegenstand eigener Spezialforschungen gemacht. Unabhängig davon haben die neueren morphologischen Untersuchungen (Hertig, Heuser, Rock, Merchetti, Wilson 1945 u. a.) Besonderheiten der menschlichen Gastrulation kennengelehrt, die sich nicht ganz mit den entwicklungsphysiologischen Experimenten in der neueren Zoologie begreiflich machen lassen. Kühn schreibt auf S. 225 (1955) nur: „Im Gastrulationsvorgang wirken mannigfache Gastrulations-

¹ Näheres hierzu Acta anatomica **24**, 339—392 (1955) Abb. 3.

bewegungen verschiedener Teile des Blastoderm harmonisch zusammen.“ Er macht aber keine Angaben, worin diese Harmonie besteht. Um diese mit physiologischen Methoden nachweisen zu können, wäre es notwendig, auf experimentellem Wege den räumlichen Zusammenhang der Entwicklungsbewegungen feststellen zu können. Dies ist jedoch unmöglich. Denn ein topographisch ausreichender

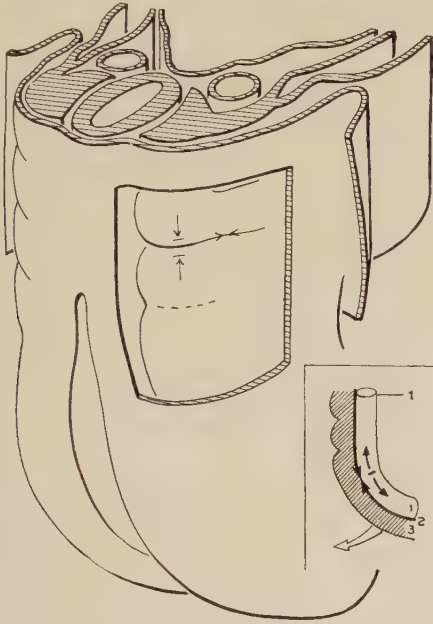


Abb. 12. Schema der Entwicklungsbewegungen bei der Entstehung der Metamerie. Bei (1) und (3) Bewegungskoordinationen. Beachte die Lage der quergeschnittenen Aorten ventro-lateral neben Epithel der ehemaligen Neuralrinne (Abb. 8a).

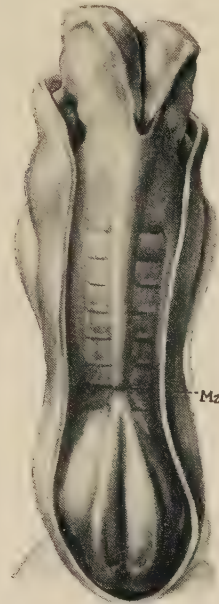


Abb. 13. Fortsetzung der Entwicklungsbewegungen. Abb. 12: Fortschreiten der Ausrollbewegungen an der Wurzel der Rumpf-Schwanzknospe und beginnende Einrollung des Embryo an seinem oberen (antikaudalen) Körperende. Ausschnitt aus dem Ei Du Ga Carnegie Nr. 4439 (Bartelmez, Evens 1926 Rekonstruktion Eternod). M 2 deutet wieder die Dorsalflexion an. Gleiche Vergrößerung wie bei Abb. 5, 6 und 8.

Nachweis räumlicher Zusammenhänge kann nicht mit rein experimentellen Methoden erbracht werden, sondern nur durch systematische Anwendung von Methoden der Morphologie. Überblicken wir hier unsere Befunde, so zeigt sich folgendes:

1. Die Primitivorgane der im Wachstum befindlichen menschlichen Eier, deren Entwicklung wir topographisch anatomisch verfolgen konnten, haben unterschiedliche Entwicklungsbewegungen. Sowohl

der Ektoblast (das äußere Epithel eines Eies) als auch der Entoblast (das innere Epithel eines Eies) wachsen different. Hieraus läßt sich bei Berücksichtigung der sonst von jungen im Wachstum befindlichen Eiern bekanntgewordenen physiologischen Tatsachen der zwingende Schluß ziehen, daß die morphologisch verschiedenen Baubestandteile (Primitivorgane) eines Eies differente Assimilations- und Dissimilationsvorgänge und damit unterschiedliche Stoffwechselbewegungen haben.

2. Der Ablauf der örtlich verschiedenen Stoffwechselbewegungen, deren summarischer Ausdruck die räumlich und zeitlich meßbaren Entwicklungsbewegungen der Baubestandteile eines Eies sind, entspricht auffällig den verschiedenen Lagebeziehungen der Eibestandteile zueinander im Stoffwechselfeld des wachsenden Eies, in einer zum Teil physikalisch verständlichen Weise. Beispiele hierzu u. a.: Deutliche morphologische Merkmale verstärkter Assimilation des jungen Implantationseis nur an seiner implantierten Außenfläche, dagegen minimale Assimilation im Inneren des Eies, extrem verschiedene Geschwindigkeit der Entwicklungsbewegungen außen und innen im Ei, entsprechende Unterschiede in der nachfolgenden Entwicklung sowohl im Embryonalknoten als auch in der Keimscheibe.

3. Jedes Primitivorgan weist in allen bisher untersuchten Phasen seiner Entwicklung, Lage-, Form- und Strukturänderungen auf, die untereinander in einem auffallenden Zusammenhang stehen. Die bisherigen Begriffe Embryonalknoten, Keimblätter, Primitivknoten, Kopffortsatz, Ursegmente usw. brachten diesen Sachverhalt noch nicht zum Ausdruck. Es erscheint deshalb notwendig, jedes Organ sowohl seiner Lage nach als auch seiner Form und seiner Struktur nach ausdrücklich besonders zu kennzeichnen. Diese Kennzeichnung haben wir vorgenommen und in unserer Darlegung der Frühentwicklung erstmals nutzbar zu machen versucht.

4. Dabei zeigten sich mehrere bisher unbekannte Entwicklungsbewegungen in charakteristischen Koordinationen, so daß mehrere bisher nicht beachtete entwicklungsfunktionelle Zusammenhänge von Differenzierungsvorgängen ermittelt werden konnten. (Exzentrisches Wachstum des Embryonalknotens, exzentrisches Wachstum der Keimscheibe, ungleiche Verteilung der Vakuolisierungsräume, kaudale Lage des Haftstiels, ungleiche Krümmung des Embryo u. a.)

5. Auch wenn einzelne Organe wie das Ei, die Keimscheibe oder der Primitivknoten, der Kopffortsatz u. a. im physiologischen Sinn durch Selbstdifferenzierung entstehen, so schließt dies nicht aus,

daß dabei entwicklungsfunktionelle Beziehungen zu den benachbarten Organen von großer Bedeutung sind.

6. Solche Beziehungen sind raum-zeitlich näher bestimmbar. Wir fanden z. B., daß die keilförmigen Epithelzellen des Entoblast sich in Richtung des geringsten Widerstandes von der Innenseite des Ektoblast abheben und dabei an der Bildung der Amnionhöhle mitwirken. Wir fanden weiter, daß das Neuralepithel durch seine Abwinklung gegen das Entoderm sich an der Entstehung der paarigen Aorten beteiligt. Diese bringen später eine bestimmte Ausrollbewegung des Embryo zustande, die für die Entstehung der Somiten entwicklungsfunktionell von Bedeutung ist.

7. Die dargelegten Befunde lassen überraschenderweise in viel höherem Grade mechanische Analysen der Entwicklungsvorgänge zu, als bisher vermutet werden konnte.

Vergleichen wir unter diesen Gesichtspunkten die örtlich verschiedenen Gastrulationsbewegungen der sog. animalen und vegetativen Zellen einer jungen Amphibiengastrula hinsichtlich ihrer Entwicklungsbewegungen miteinander, so ist regelmäßig folgendes festzustellen: Bei Beginn der Gastrulation flacht sich die Zellschicht der animalen Zellen ab. Dabei vergrößert sich diese Zellschicht an ihrer Grenzfläche gegen die Keimblasenhöhle stärker als an ihrer Außenseite. Das Umgekehrte findet bei der Zellschicht der vegetativen Zellen statt. Diese Zellschicht flacht sich nicht ab, sondern rollt sich im Gegenteil, ein wenig gegen die Keimblasenhöhle konkav werdend, ein. Die Differenz der Entwicklungsbewegungen wird durch die Gastrulationsbewegungen in der Urmundregion ausgeglichen. Die Gleichzeitigkeit und die Gegenläufigkeit dieser Entwicklungsbewegungen an der animalen und vegetativen Seite der Urmundregion lassen intracellulär auf räumlich geordnete Stoffwechselbewegungen im Sinne von intraplasmatischen Materialverschiebungen aus der Primitivzone in die animale Entfaltungszone der Keimscheibe schließen. Bei Vergleich der bekannten Gastrulationsbewegungen der Amphibien, der Sauropsiden und der Primaten läßt sich zur Zeit der lokal differenten Krümmung und Abflachung im primitiven Epithel der Keimscheibe während der Gastrulation regelmäßig eine treppenähnliche Stufung im Sinne einer Niveauverschiebung zwischen der dorsalen und ventralen Urmundlippe nachweisen, die auch an der Heuserschen Keimscheibe (Abb. 6) nachweisbar ist. Dieser Stufungsprozeß war bisher nicht beschrieben worden, obwohl er ein regelmäßiges Vorkommen der verschiedenen Typen

von Gastrulationen ist. Nimmt man an, daß bei der Gastrulation der menschlichen Keimscheibe submikroskopische Baubestandteile aus der Primitivstreifenregion in die Entfaltungszone durch die Kräfte chemischer Valenzen verlagert werden, so erscheint die Überschiebung des Primitivstreifens durch das Ektoderm (Abb. 7) und die dabei auftretende Verformung der antikaudalen Portion des Primitivstreifens zu einem schmalen Kopffortsatz als Teilkomponente eines weitgehend entwicklungsdynamisch notwendigen Vorgangs des exzentrischen Wachstums der Keimscheibe. Die damit zusammenhängenden Fragen werden sich erst klären lassen, wenn man das Experiment nicht als Ersatz für morphologische Untersuchungen, sondern als Beitrag dazu würdigen können.

Zusammenfassung

Von den bekanntesten menschlichen Keimen werden erstmals die wichtigsten „Entwicklungsbewegungen“ in ihren räumlichen Koordinationen beschrieben. Dabei werden „Funktionelle Faktoren“ bei der Entstehung des Embryonalknotens, der Keimscheibe, des Haftstiels, der Keimblätter, des Coeloms, der Aortenanlagen und der Somiten aufgezeigt. Die entwicklungs-funktionellen Faktoren lassen sich als „Rahmenbedingungen“ für die einstweilen unbekannten „kausalen“ Entwicklungsfaktoren, die im Submikroskopischen (chemischen Bereich) zu suchen sind, deuten. Die beschriebenen menschlichen Keime zeigen ein auffallend intensives Wachstum während ihrer Frühentwicklung.

Literatur

Bartelmez, G. W., and Evans, H. M.: Development of the human during the period of somite formation, including embryos with 2 to 16 pairs of somites. Publ. Carnegie Inst. 362, Contr. to Emb. 17 (1926), 1–67. — Blechschmidt, E.: Gesetzmäßigkeiten der Entwicklungsbewegungen bei der Organbildung. Naturw. Rundsch. 7 (1954), 503–506. — Ders.: Embryologische Untersuchungen unter funktionellen Gesichtspunkten. Acta Anat. 24, 339–392, (1955) u. Morph. Jahrb. 96, 393–416 (1956). Ebenda ausführliche Literaturverz. — Ders.: Z. Anat. u. Ent. 119, 112–130 (1955). — Brandt, W.: Die präembryonale Entwicklungsperiode beim Menschen. Lehrbuch der Embryologie (1949), S. 71 Abb. 52. — Corner, G. W.: A well-preserved human embryo of 10 somites. Publ. Carnegie Inst. 394, Contr. to Embr. 20 (1929), 81–102. — Eternod, A. C. F.: Il ya un canal

notochordal dans l'embryon humain. *Anat. Anz.* 16 (1899), 131—143, Du Ga 4439 (1926). — Felix, W.: Zur Entwicklungsgeschichte der Rumpfarterien des menschlichen Embryo. *Morph. Jahrb.* 41 (1910), 577—613. — Hertig, A. T., und Rock, J.: Two human ova of the prae-villous stage, having an ovulation age of about eleven and twelve days respectively. *Publ. Carnegie Inst.* 525, *Contr. to Embr.* 29 (1941), 127—156, Ei Carnegie 7699, 11 Tage Pl. 3 — Hertig, A. T., und Rock, J.: Two human ova of the revillous stage, having a developmental age of about seven and nine days respectively. *Publ. Carnegie Inst.* 557, *Contr. to Embr.* 31 (1945), 65—84, Carnegie 8020, 7 Tage, Pl. 1. — Hertig, A. T., und Rock, J.: Two pre-villous human ova of eight and nine days. *Publ. Carnegie Inst.* 583, *Cont. to Embr.* 33 (1949), 171—186, Carnegie 8155, 8 Tage, Pl. 1. — Ders.: Carnegie Inst. Publ. 603 (1954). — Heuser, C. H.: A presomite human embryo with a definite chorda canal. *Publ. Carnegie Inst.* 433, *Cont. to Embr.* 23 (1932), 251—267, Keimschild gr. Durchmesser etwa 1,6 mm. — Heuser, C. H., and Streeter, G. L.: Development of the macaque embryo. *Publ. Carnegie Inst.* 525, *Cont. to Embr.* 29 (1941), 15 bis 55. — Heuser, C. H., Rock, J., and Hertig, A. T.: Two human embryos showing early stages of the definitive yolk sac. *Publ. Carnegie Inst.* 557, *Contr. to Embr.* 31 (1945), 87—99, Carnegie 7801, Pl. 1. — Holtfreter, I.: Properties and functions of the surface coat in amphibian embryos. *Inst. of Exper. Zool.* 93 (1943). — Jones, H. O., and Brewer, J. I.: A human embryo in the primitive-streak stage. *Publ. Carnegie Inst.* 525, *Cont. to Emb.* 29 (1941), 157—165. — Kühn, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Springer. Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg. (1955). — Ludwig, E.: Über einen operativ gewonnenen menschlichen Embryo mit einem Ursegment (paar). *Morph. Jahrb.* 59 (1928), 41—104, Keimschild etwa 1,89 mm gr. Durchmesser. — Marchetti, A. A.: A pre-villous human ovum accidentally recovered from a chretage specimen. *Carnegie Publ.* 557 (1945), *Cont. to Emb.* 31, 107—115. — Payne, F.: General description of a 7 somitie human embryo *Publ. Carnegie Inst.* 361, *Contr. to Emb.* 16 (1925), 115—123. — Schönmann, W.: Der diploide Bastard Tritonpalmatius Salamandra. *Roux Arch.* 138 (1938). — Vogt, W.: Gestaltungsanalyse am Amphibienkeim mit örtlicher Vitalfärbung. *Roux Arch.* 120 (1929). — Wilson, K. M.: A normal human ovum of sixteen days development. *Carnegie Publ.* 557, *Cont. to Emb.* 31 (1945), 101—106. — Daniel, I. F., and Yardwood, E. A.: The early embryology of tritontorosus. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 43 (1939).

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Marburg/Lahn
(Direktor: Prof. Dr. K. Niessing)*

Die Topographie der vegetativen Ganglien vor und nach der Metamorphose bei *Xenopus laevis* Daudin

Von

Pedro Gomez Bosque

Profesor Adjunto de Anatomia de la Facultad de Medicina de Valladolid
(España)*

Einleitung

Die vorliegende Untersuchung hat zur Aufgabe, die Veränderungen zu beschreiben, die sich am vegetativen Nervensystem bei *Xenopus laevis* durch die Metamorphose vollziehen. Sie behandelt damit ein bisher wenig bearbeitetes Teilproblem der bei der Metamorphose auftretenden Umbauprozesse. Dabei sollen die Veränderungen, die sich durch die Extremitätenentwicklung an den Nervenplexus vollziehen, in ihrem Einfluß auf die Ganglien des Grenzstranges und die Rami communicantes besonders berücksichtigt werden. In Verbindung damit stehen Lageveränderungen der praevertebralen Ganglien und Änderungen in der Verlaufsweise der Nervi splanchnici.

Das behandelte Problem hat also die Veränderung der Topographie zum Gegenstand, aus der sich aber auch Veränderungen der funktionellen Beziehungen ergeben.

Die bedeutenden Umbauvorgänge am Darmtrakt während der Metamorphose wirken sich auf das autonome Nervensystem weniger aus, als ich erwartet hatte; sie werden im 2. Abschnitt der Untersuchung besonders mit Beziehung auf den Nervus vagus kurz beschrieben werden.

* Diese Arbeit wurde im Anatomischen Institut Marburg/Lahn durchgeführt. Ich danke den Herren Professoren J. W. Harms und K. Niessing herzlichst für ihre Ratschläge und Hilfe

Histologische Veränderungen werden im folgenden nur kurz berührt, diese sollen insbesondere in Hinsicht auf die intramuralen Geflechte später dargestellt werden.

Für die Untersuchung haben wir Larven und frisch metamorphosierte Tiere von *Xenopus laevis* Daudin verwandt. Das Material wurde mir freundlicherweise von Herrn Professor Harms zur Verfügung gestellt.

Sämtliches Material wurde in Susa oder Bouin fixiert.

Nach Einbettung in Paraffin wurde jedes Tier in 10μ dicke Serienschnitte zerlegt und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Mit dieser Methode haben wir die besten Präparate erhalten. In einigen Fällen haben wir auch eine Gegenfärbung mit Säurefuchsin vorgenommen, aber das erwies sich im allgemeinen als nicht notwendig, da bekanntlich das Hämatoxylin allen Strukturen, besonders den Nervensträngen einen grauen Ton verleiht, wodurch eine genaue histologische Untersuchung ermöglicht wird. Einige Larven wurden sagittal, die meisten Tiere aber transversal geschnitten.

Um die mikroskopischen Bilder zu ergänzen, haben wir auch zwei erwachsene Exemplare von *Xenopus* mit Hilfe einer binokularen Lupe präpariert.

Beschreibung des sympathischen Nervensystems vor der Metamorphose

Die Untersuchung erfolgte an Larven verschiedenen Alters. Als jüngste Stadien standen mir Larven von etwa 10 mm Länge zur Verfügung. Von dieser Altersstufe ab läßt sich ein einheitliches topographisches Verhalten des Sympathikus bis zu Larven, die unmittelbar vor der Metamorphose standen, nachweisen. Die Verhältnisse lassen sich also bei Vernachlässigung der Wachstumsveränderungen einheitlich beschreiben.

I Der Grenzstrang

Das Verhalten des Grenzstranges ist in Abb. 1 auf der linken Seite schematisch dargestellt.

Der Grenzstrang reicht cranial von der Höhe des Ganglion jugulare N. vagi, das caudal des Chondrocraniums liegt, bis in die caudale Region der larvalen Wirbelsäule in Höhe des 11. Spinalnerven. Von hier aus ist der Grenzstrang nicht mehr sicher zu verfolgen, zumal in dieser Höhe sein letztes Ganglion gelegen ist.

Er besitzt im ganzen 11 gut abgrenzbare Ganglien, deren metamere Lage im Vergleich zum Stadium nach der Metamorphose besonders hervorgehoben werden muß.

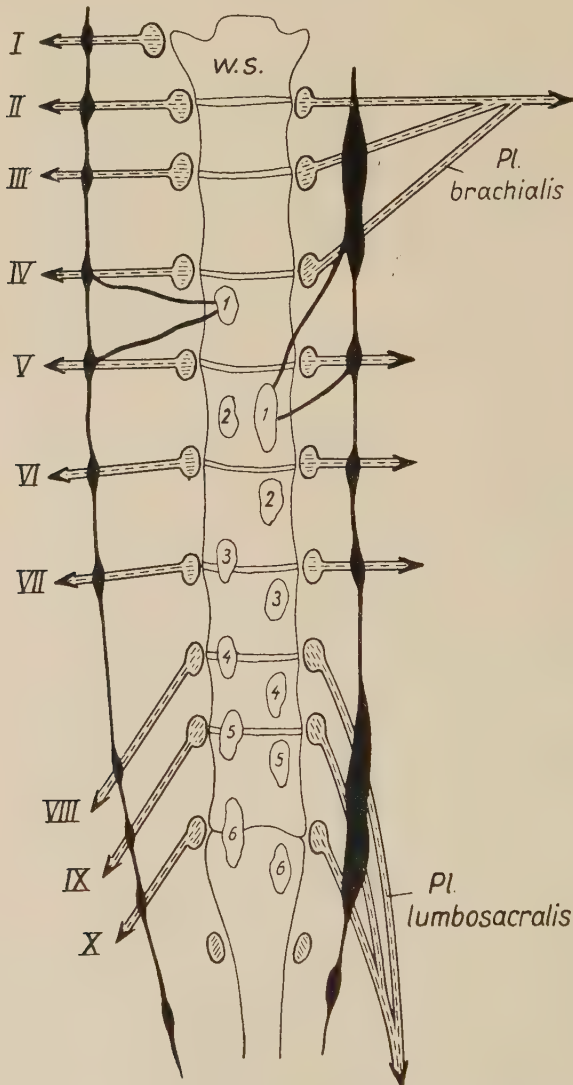


Abb. 1. Schematische Darstellung der Grenzstrangganglien, der praevertebralen Ganglien und der Nervi splanchnici vor der Metamorphose (links) und nach derselben (rechte Seite). I—X Spinalnerven, 1—6 praevertebrale Ganglien, schwarz: Truncus sympathicus und N. splanchnici, W. S. = Wirbelsäule.

Es ist demnach entsprechend der Metamerie der Spinalnerven jedem derselben ein kleines Grenzstrangganglion zugeordnet, was sich an allen untersuchten Larven nachweisen läßt.

Jedes Grenzstrangganglion ist durch einen Ramus communicans mit dem Spinalnerven verbunden.

Das vierte obere Ganglion ist das größte.

Die Topographie der Ganglien kann man folgendermaßen kennzeichnen:

Zunächst sei die bekannte Tatsache hervorgehoben, daß den Anuren im erwachsenen Zustand der erste Spinalnerv fehlt. Als Ausnahme wird *Pipa* und *Xenopus* angegeben (v. d. Horst). Nach meinen Befunden existiert der erste Spinalnerv nur vor der Metamorphose. Er bildet sich während der Metamorphose zurück und ist später nicht mehr nachweisbar. Wenn v. d. Horst angibt, daß bei *Xenopus* der erste Spinalnerv erhalten bleibt, so trifft das nach meinen Präparaten nur für den larvalen Zustand zu.

In Verbindung mit der Untersuchung des bei Larven vorhandenen ersten Spinalnerven habe ich bei diesen ein bisher nicht beschriebenes kleines Ganglion gefunden. Ich nenne es „Ganglion supremum“. Es liegt hinter dem larvalen Spinalnerven und hat enge Beziehung zur ersten Segmentalarterie. Sein craniales Ende reicht fast bis an das Ganglion jugulare heran.

Trotz seiner im Vergleich zu den anderen sympathischen Ganglien abweichenden Lage dorsal vom ersten Spinalnerven, halte ich es für ein sympathisches Ganglion, und zwar aus folgenden Gründen: Die histologische Untersuchung zeigt, daß seine Zellen typische kleine multipolare Nervenzellen sind, wie sie sich in den übrigen sympathischen Ganglien finden. Zweitens liegt dieses „Ganglion supremum“ in der Reihe der anderen sympathischen Nervenknoten, ferner besteht nicht nur eine enge Lagebeziehung zur ersten Segmentalarterie, sondern es umgibt dieses Gefäß mit einer Scheide feinsten Nervenfaser, wie es ebenfalls für andere sympathische Ganglien zutrifft.

Eine Verwechslung mit dem ersten Spinalganglion ist dadurch auszuschließen, daß dieses weiter caudal und dorsal— also deutlich von dem „Ganglion supremum“ getrennt liegt. Ich habe es in Abb. 2 dargestellt.

Dieses „Ganglion supremum“ ist also als das erste Ganglion anzusehen.

Das zweite Ganglion ist in seiner Lage dadurch gekennzeichnet, daß es unmittelbar ventral vom ersten Spinalnerven liegt. Dorsal von ihm liegt das noch nicht differenzierte Muskelblastem, aus dem

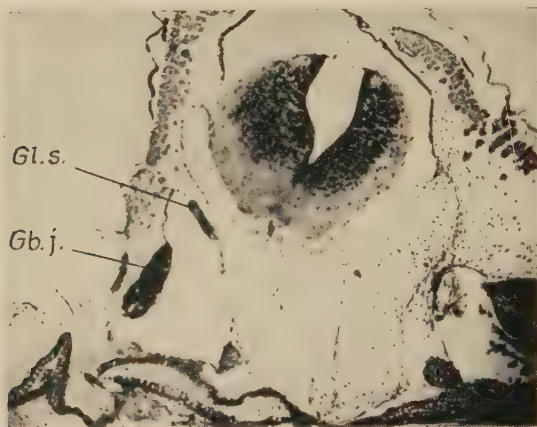


Abb. 2. Mikrophotogramm des Ganglion supremum (G. s.) etwa $100\times$ Gl. j. = Ganglion jugulare

lich später der *Musc. praevertebralis* bildet. Ventromedial von ihm liegt die Wurzel der Aorta dorsalis, caudal von ihm liegt der obere Pol der Urniere.

Die topographischen Beziehungen der folgenden Ganglien 3 bis 11 sind einheitlich. Jedes Ganglion liegt ventral von dem ihm zugehörigen Spinalnerven. An der lateralen Fläche der Wirbelkörper gelegen, sind sie ventral von der Urniere bedeckt. Ventromedial von ihnen zieht die Aorta entlang.

II Die praevertebralen Ganglien

Es gibt 6 praevertebrale Ganglien, deren Lage in Abb. 1 (linke Seite) zu übersehen ist. Sie liegen vor der Aorta in folgenden Querschnittshöhen: Das erste befindet sich in Höhe des vierten, das zweite in Höhe des fünften Wirbelkörpers. Das dritte Ganglion liegt an der Grenze des sechsten und siebenten, das vierte an der Grenze des siebenten und achten, das fünfte zwischen dem achten und neunten und schließlich das sechste zwischen dem neunten und zehnten Wirbelkörper.

Alle praevertebralen Ganglien treten mit den Segmentalarterien in enge Lagebeziehung, wodurch die spätere nervöse Versorgung derselben verständlich wird.

Das oberste Ganglion ist besonders stark entwickelt und steht in engem Kontakt mit dem Truncus intestinalis, dem gemeinsamen Stamm der späteren Art, coeliaca und mesenterica cranialis.

In dieses oberste praevertebrale Ganglion treten auf jeder Seite 2 Nervi splanchnici aus dem vierten und fünften Grenzstrangganglion ein (Abb. 1, linke Seite).

III Die Nervi splanchnici

Die Nervi splanchnici treten jederseits mit einem gesonderten Ast aus dem vierten bis zehnten Grenzstrangganglion aus. Von diesen 7 Ästen treten die beiden ersten, wie erwähnt, in das oberste praevertebrale Ganglion ein. Die übrigen fünf verteilen sich auf das zweite bis sechste praevertebrale Ganglion.

In einem horizontalen Verlauf schmiegen sie sich der dorsomedialen Fläche der Urniere an, um ventral von der Aorta in den praevertebralen Ganglien zu enden.

Die Veränderungen des sympathischen Nervensystems während der Metamorphose

Die Veränderungen, die sich während der Metamorphose nachweisen lassen, sind durch das Verschwinden und die Verschmelzung von Ganglien gekennzeichnet, ferner durch Änderungen ihrer Lage und durch die histologische Differenzierung ihrer Elemente.

Das einzige Ganglion, das verschwindet, ist das „Ganglion supremum“. Es verschwindet ebenso wie der erste Spinalnerv nach der Metamorphose. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß seine Zellen in dem Nervenstrang aufgehen, der eine Verbindung zwischen dem Truncus sympathicus und dem Ganglion jugulare herstellt. In ihm findet man bei erwachsenen Tieren stets kleine multipolare Zellen, deren Form und Lage dem „Ganglion supremum“ entsprechen würden.

Der Vorgang der Verschmelzung besteht darin, daß das zweite bis vierte ebenso wie das achte bis zehnte der beschriebenen segmentalen Ganglien sich zu je einem neuen Komplex vereinigen (s. Abb. 1, rechte Seite), die demnach das erste und das fünfte Ganglion bei metamorphosierten Tieren darstellen (s. Abb. 1, rechte Seite).

Es ist anzunehmen, daß die Verschmelzung der Ganglien in Abhängigkeit von der Bildung des Plexus brachialis und lumbosa-

cralis steht, da diese Ganglien durch Rami communicantes mit den Spinalnerven verbunden sind, die zum Plexus umgestaltet werden. Sie erfolgt zur gleichen Zeit, in welcher die Plexus bei der Extremitätenbildung entstehen.

Die Verhältnisse bei anderen Anuren scheinen strittig zu sein. Angaben über den Umbau während und nach der Metamorphose habe ich nicht gefunden. Gaupp gibt an, daß bei *Rana esculenta* die sympathischen Ganglien segmental liegen. Hirt schränkt diese Angabe für *Rana* ein. Nach seinen Befunden am erwachsenen Tier ist der Grenzstrang am Abgang der N. splanchnici plexusartig aufgelöst und außerdem das 9. und 10. Ganglion verschmolzen.

Die Lageveränderungen der praevertebralen Ganglien kann man kurz als eine caudal gerichtete Verschiebung bezeichnen, die bei den oberen Ganglien in stärkerem Maße erfolgt als in der caudalen Region. Damit in Zusammenhang steht eine entsprechende Richtungsänderung im Verlauf der Nervi splanchnici. Beides ist in Abb. 1 im Vergleich der rechten und linken Seite zu sehen. Es ist klar, daß diese Bewegung nach caudal nur eine Teilerscheinung einer alle Organe betreffenden allgemeinen Verschiebung in dieser Richtung bedeutet. Die Ursachen dieser Verschiebung sind zweifellos in der Umgestaltung der Leibeshöhle, welche im Zusammenhang mit der Bildung des Halses und der Erweiterung des cavum abdominale steht, zu suchen.

Die Grenzstrangganglien zeigen keine Veränderung ihrer Lage. Schließlich sei auf die biologische Differenzierung hingewiesen, die sich an den Ganglienzellen während der Metamorphose vollzieht. Sie besteht in der Umwandlung der einheitlich aussehenden larvalen Ganglienzellen in multipolare Elemente, an denen sich nach der Metamorphose erstmalig die Chromaffinität nach Behandlung mit Chromaten nachweisen läßt.

Beschreibung des sympathischen Nervensystems nach der Metamorphose

Nach den beschriebenen Umbauvorgängen, die sich noch während der Metamorphose vollziehen, ergibt sich folgendes Bild des sympathischen Nervensystems, dessen Beschreibung gleichzeitig einen Beitrag zur Kenntnis des erwachsenen Zustandes geben soll, zumal hierüber bei *Xenopus* keine Literaturangaben vorliegen.

I Der Grenzstrang

Er reicht vom cranialen bis zum caudalen Ende der Wirbelsäule.
(Abb. 3.) Im cranialen Abschnitt liegt er lateral von den Wirbel-

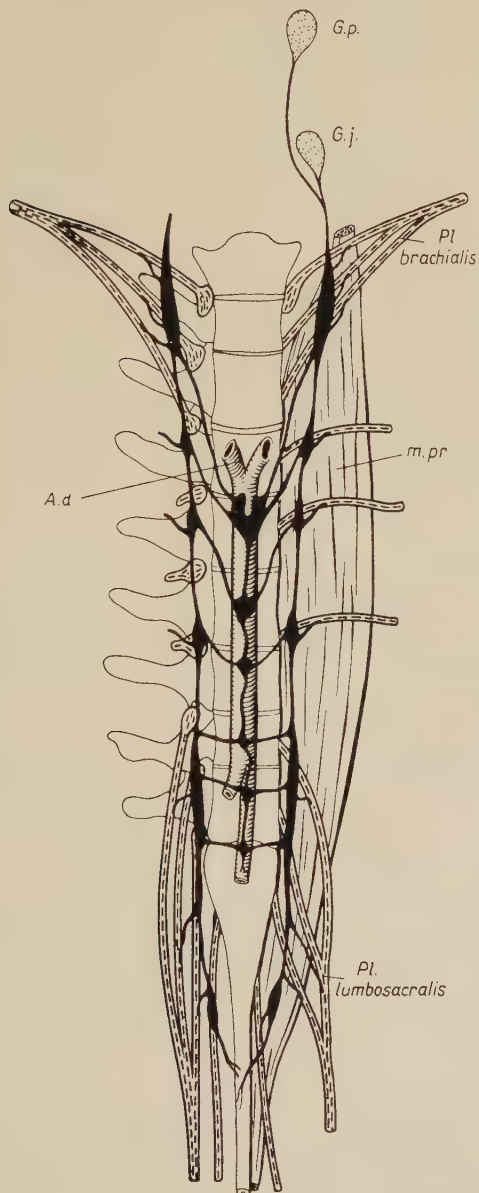


Abb. 3. Schematische Darstellung des Sympathicus nach der Metamorphose.

G. p. = Ganglion praeoticum; G. j. = Ganglion jugulare; A. d. = Aorta dorsalis; m. pr. = Musc. praevertebralis; Spinalnerven = gestrichelt; Sympathisches System = schwarz.

körpern, im caudalen Teil nimmt er eine mehr ventrolaterale Lage zu diesen ein. In seinem Verlauf lassen sich 6 Ganglien abgrenzen, von denen, in craniocaudaler Richtung gezählt, das erste und fünfte die übrigen an Größe weit übertreffen. Dieses Verhalten erklärt sich aus den Verbindungen, die zwischen diesen Ganglien durch die Rami communicantes und den Spinalnerven hergestellt werden. Die kleinen Ganglien nehmen durch je einen R. communicans Verbindung mit je einem Spinalnerven auf, während das erste Ganglion 3 Rami zu den Nn. spinales 2, 3 und 4, den Wurzeln des Plexus brachialis, entsendet, in gleicher Weise, wie das fünfte Grenzstrangganglion 3 Rami zum 8., 9. und 10. Spinalnerven, den Wurzeln des Plexus lumbosacralis abgibt. Das sechste sympathische Ganglion ist das kleinste, es fehlte bei einigen meiner Objekte.

Die topographischen Beziehungen der sympathischen Ganglien lassen sich folgendermaßen beschreiben:

Das erste Ganglion (s. Abb. 3) liegt ventral an den Stämmen des zweiten bis vierten Spinalnerven. Hinter den letzteren liegt der Musc. praevertebralis, der vom Cranium bis zum caudalen Ende der Wirbelsäule reicht.

Das erste Ganglion liegt lateral von den Körpern des 1. bis 3. Wirbels. Ventral von ihm liegt die Lunge, ventro-medial die Aorta dorsalis. In seiner Umgebung finden sich lymphatische Räume.

Eine Besonderheit zeigt sein Verhalten zu der Arteria occipito-vertebralis, einem Ast der Art. subclavia. Das Gefäß tritt in Höhe des kurzen Querfortsatzes des 2. Wirbels durch das Ganglion hindurch, wodurch eine Zweiteilung desselben zustande kommt. Möglicherweise liegt hier ein Homologon zur Ansa subclavia der höheren Formen vor. Die Art. subclavia selbst zieht ventral am Ganglion vorbei (Abb. 4a).

Die Ganglien zwei und fünf haben gleichartige topographische Beziehungen. Jedes dieser Ganglien liegt vor dem zugehörigen Spinalnerven ventral vom Musc. praevertebralis. Vor diesem Ganglion liegt die Urniere.

Das fünfte Ganglion liegt dicht an der Aorta caudalis, die medial von ihm vorbeizieht (Abb. 4b).

Das sechste Ganglion schließlich liegt an der Innenseite des Musc. praevertebralis. Vor ihm liegt eine große Vene, die sich in die beiden Venae longitudinales aufzweigt. Ventrolateral von ihm befindet sich ein großes Nervenbündel, das die Schenkelgefäße und den Pl. lumbosacralis enthält.

In die interganglionären Fascikel sind gelegentlich kleinere Nervenknotten eingebaut.

Wie bei anderen Anuren geht auch bei *Xenopus* aus dem cranialen Ende des Sympathikus ein starker R. communicans zum Ganglion jugulare des Vagus und zum Ganglion praeoticum ab (Abb. 3).

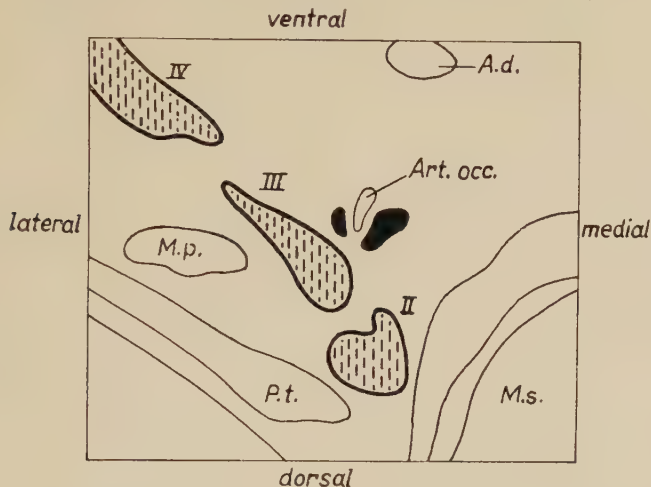


Abb. 4a. Querschnitt durch die linke Ansa subclavia beim metamorphosierten Tier. II—IV = zweiter bis vierter Spinalnerv; M. p. = Musc. praevertebralis; M. s. = Medulla spinalis; P. t. = Proc. transversalis; A. d. = Aorta dorsalis; Ansa subclavia = schwarz; Art. occ. = Arteria occipitovertebralis.

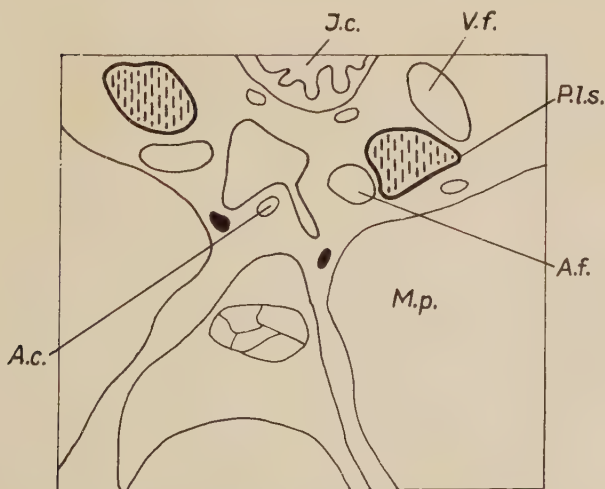


Abb. 4b. Querschnitt in Höhe des fünften Grenzstrangganglions beim metamorphosierten Tier. I. c. = Intestinum caudale; V. f. A. f. = Vena und Arteria femoralis; A. c. = Aorta caudalis; P. l. s. = Plexus lumbosacralis.

II Die praevertebralen Ganglien

Die praevertebralen oder richtiger die praeaortikalen autonomen Geflechte bestehen aus 6 abgrenzbaren Ganglien (Abb. 3).

Das erste, dem Gangl. coeliacum der höheren Formen entsprechend, liegt vor dem 5. Wirbel in Höhe seines Querfortsatzes, das zweite in Höhe des Querfortsatzes des 6. Wirbels, die 4 folgenden Nervenknotten sind in gleicher Weise dem 7. — 10. Wirbel vorgelagert.

Von diesen sechs Ganglien übertreffen die beiden oberen an Größe die folgenden 4 caudalen Knoten, die, weniger entwickelt, auch keine scharfe Grenze gegen die Umgebung zeigen. Alle 6 Ganglien liegen vor der Aorta und haben enge Nachbarschaftsbeziehungen zu den Segmentalarterien und zur Urniere. Histologisch bestehen sie jetzt aus typischen multipolaren Zellen und aus chromaffinen Elementen. Die ersteren überwiegen bei den beiden oberen Knoten, die letzteren in den caudal gelegenen. Wegen seiner besonderen Bedeutung sei das oberste Ganglion, das wir als Ganglion coeliacum bezeichnen können, näher beschrieben. Seine Lage ist wie bei den höheren Formen durch seine Zuordnung zur Art. coeliaca und mesenterica cranialis gekennzeichnet, die hier aus einem gemeinsamen Stamm, dem Truncus intestinalis aus der Aorta entspringen. Das Ganglion umgreift in seinem oberen Abschnitt die Aorta etwa bis zur Hälfte ihres Umfanges. Vor ihm liegt die Vena cava caudalis, so daß es zwischen diese beiden Gefäße eingelagert erscheint. Seine Lage zur Vena cava ändert sich nun weiter caudal in der Weise, daß das Gefäß nach rechts verlagert wird und damit die ventrale Fläche des Ganglions frei gibt, das nun in seinem caudalen Abschnitt zwischen Aorta und Vena portae gelegen ist.

Man kann drei Abschnitte des Ganglions unterscheiden: Der obere zwischen Aorta und Vena cava caudalis liegt noch cranial vom Truncus intestinalis. Der mittlere umschließt den Truncus intestinalis, der hier von einem Kranz chromaffiner Zellen umgeben ist, die Vena cava zieht hier schon rechts am Ganglion vorbei. Der unterste Abschnitt schließlich wird von der Aorta dadurch abgedrängt, daß sich die großen Venae mesonephridicae zwischen Ganglien und Aorta einschieben.

Auch in querrer Richtung läßt sich eine Dreiteilung des Ganglions erkennen, die sich aus seinen Nervenverbindungen zu den Vasa mesonephridica in der Mitte und lateral zu den Segmentalarterien und den Nervi splanchnici ergibt. Die beiden folgenden Ganglien

zeigen noch Andeutungen dieser Gliederung, während die drei unteren einheitlich gebaut sind (Abb. 5a und b).

Alle 6 Ganglien sind durch einen vor der Aorta gelegenen Nervenstrang in craniocaudaler Richtung miteinander verbunden.

III Die Nervi splanchnici

Bei metamorphosierten Tieren lassen sich 7 Nervi splanchnici nachweisen, deren Ursprünge sich folgendermaßen verhalten:

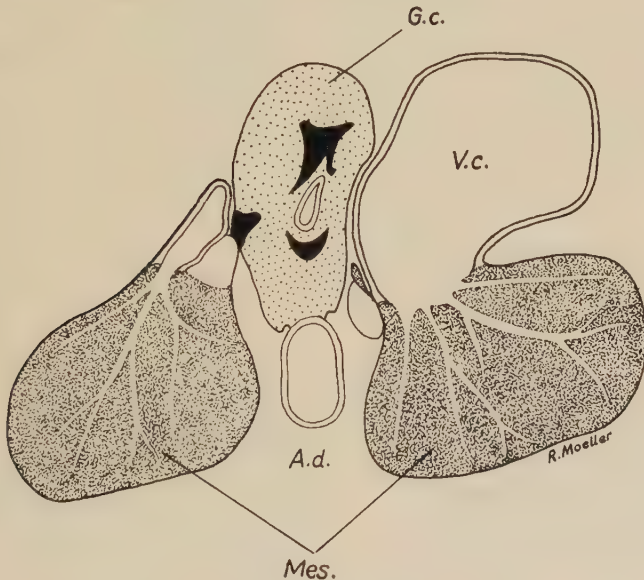


Abb. 5a. Querschnitt durch das Ganglion coeliacum in Höhe des fünften Wirbelkörpers beim metamorphosierten Tier. G. c. = Ganglion coeliacum; V. c. = Vena cava caud.; Mes. = Urniere; A. d. = Aorta dorsalis. Das Ganglion coeliacum ist punktiert. Die schwarzen Partien darin und vor der Aorta sind chromaffine Elemente.

Der erste N. splanchnicus entspringt aus dem caudalen Ende des obersten Grenzstrangganglions (Abb. 3), das zweite bis vierte tritt jeweils aus den entsprechenden Grenzstrangganglien aus, dagegen gibt das fünfte Ganglion allein drei Nervi splanchnici ab. Das sechste Ganglion hat keine Beziehungen zum Splanchnicus. Es kommen hier aber Variationen vor; so habe ich bei einigen Tieren den obersten Ast nicht nachweisen können.

Von den beschriebenen sieben Ästen erreichen die beiden oberen das Ganglion coeliacum. Die folgenden treten einzeln in je ein

Ganglion prae-aorticum (Abb.3). Aus diesem Befund ist mit Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß das Ganglion coeliacum bei *Xenopus* aus der Verschmelzung zweier Ganglien entstanden ist.

Die 4 cranialen Nervi splanchnici verlaufen in medio-caudaler Richtung, während die drei caudalen, aus dem fünften Grenzstrang-ganglion entspringenden Nerven in quерem Verlauf der Mitte

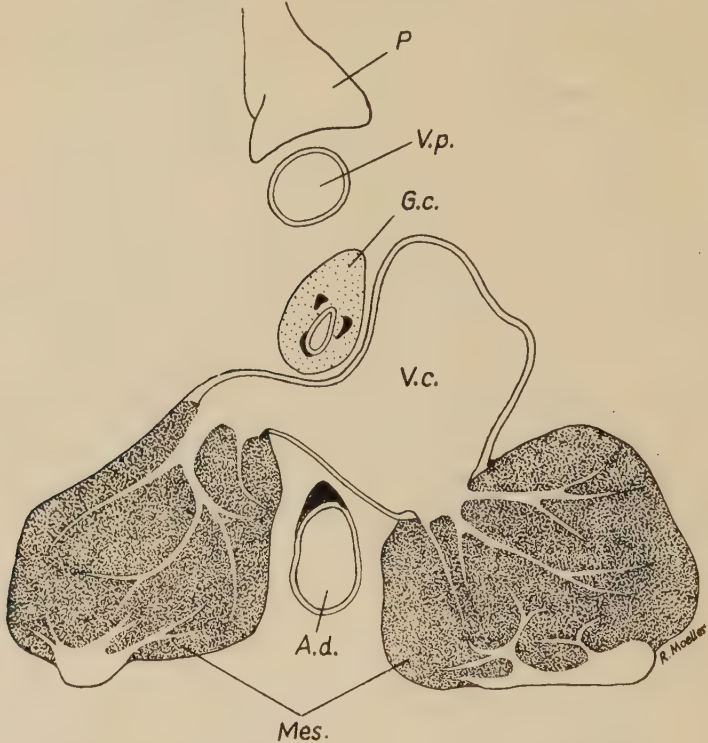


Abb. 5b. Dasselbe etwas caudal von 6a. V. p. = Vena portae; P = Pankreas

zustreben. Sie liegen zwischen dem Musc. praevertebralis und der Urniere, gelangen an deren medialer Seite verlaufend vor die Aorta zu den entsprechenden Nervenknöten.

Alle N. splanchnici werden von segmentalen Arterien begleitet. Auch in ihre Bahn sind häufig kleine Nervenzellgruppen eingeschlossen.

Beschreibung des parasympathischen Nervensystems vor und nach der Metamorphose

Die Veränderungen in der Bauweise des parasympathischen Systems während der Metamorphose sind, wie oben schon erwähnt,

so gering, daß eine gesonderte Darstellung beider Zustände überflüssig erscheint. Ich beschreibe daher zunächst den Parasympathicus bei Tieren vor der Metamorphose und beschränke mich dabei

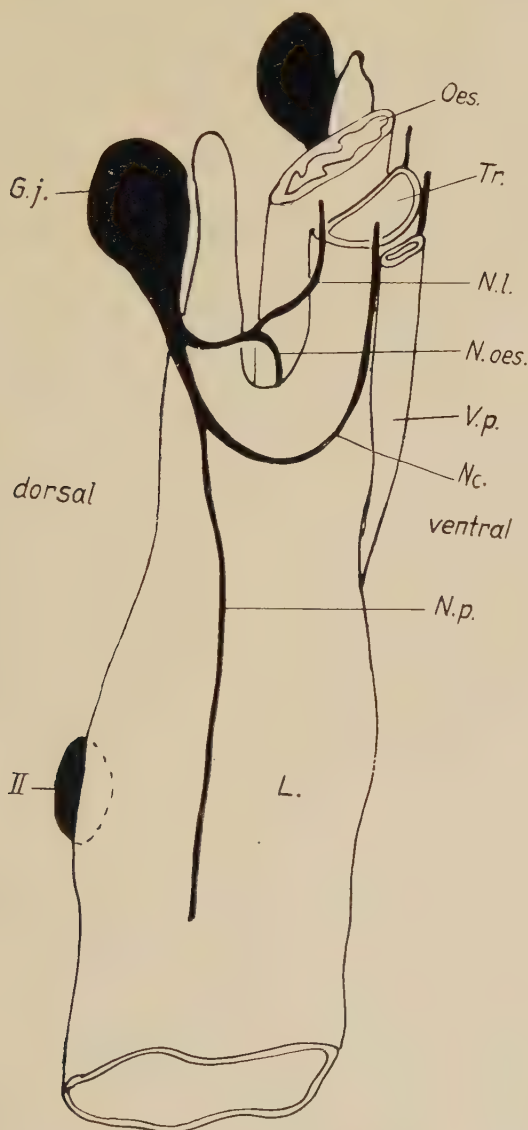


Abb. 6. Schematische Darstellung des N. vagus vor der Metamorphose. G. j. = Ganglion jugulare; Oes. = Oesophagus; Tr. = Trachea; N. l. = Nervus laryngicus; N. oes. = N. oesophagicus; N. c. = N. cardiacus; N. p. = Nervus pulmonalis; II. = 2. Spinalnerv; L. = Lunge von rechts gesehen; V. p. = Vena pulmonalis.

auf die Schilderung des N. vagus, da nur bei ihm Veränderungen in dem Verlauf seiner peripheren Äste nachweisbar sind.

Der *Nervus vagus* tritt aus dem Foramen postoticum der Schädelbasis aus und bildet hier das große Ganglion jugulare. Man kann die parasympathischen Äste des Nerven morphologisch bis zum Magen verfolgen. Auf diesem Wege gibt er Äste zum Respirationstrakt, zum Herzen und zum oberen Abschnitt des Magendarmtraktes ab. Histologisch läßt er sich nicht weiter verfolgen, doch ist es wahrscheinlich, daß sein Innervationsgebiet bis zum Enddarm reicht.

Aus dem Ganglion jugulare tritt ein sehr dicker Nervenstamm aus, der bei der Larve noch in fast querer Richtung ventromedial zieht (Abb. 6). Er teilt sich dicht unterhalb des Ganglions in einen cranialen und caudalen Ast. Der craniale versorgt Oesophagus und Larynx, der caudale Herz und Lunge, die bei der Larve in Form eines langen wenig untergliederten Sackes in paariger Anlage vorliegt (Abb. 6).

Bei Larven treten die beschriebenen Nerven fast unmittelbar nach ihrem Abgang aus dem Ganglion jugulare in die Erfolgsorgane ein. Die Metamorphose bewirkt nur eine Änderung der Verlaufsrichtung hauptsächlich des R. cardiacus, der im Zusammenhang mit dem Descensus cordis steht. Das Herz liegt bei den Larven in Höhe des Ganglion jugulare und steigt während der Metamorphose bis zum dritten Spinalnerven herab. Demzufolge zieht der R. cardiacus bei metamorphosierten Tieren in caudaler Richtung zum Herzen, steigt aber an der Seite der Vena pulmonalis wieder empor, so daß er einen U-förmigen Verlauf bekommt. Die Vena pulmonalis als Leitstruktur benutzend, tritt er, von dorsal kommend, in das Herz ein.

Eine besondere Erwähnung bedürfen die dem Herznerven zugeordneten Ganglien. Man kann extra- und intracardiale Ganglien unterscheiden. Die extracardialen liegen zu beiden Seiten der Vena pulmonalis, der Vena cava caudalis und zwischen diesen beiden Gefäßen (Abb. 7).

Die intracardialen Ganglien sind folgendermaßen lokalisiert:

Je ein Ganglion befindet sich im Vorhofseptum, in dem rechten und linken Septum atrioventriculare und an der Einmündungsstelle der Vena cava caudalis.

Diese Herzganglien sind bei den Larven besser abgrenzbar als nach der Metamorphose. Sie sind bei metamorphosierten Tieren in gleicher Weise nachweisbar.

Die atrioventricularen Ganglien entsprechen den von Bidder beschriebenen gleichnamigen Ganglien von *Rana temporaria* und *arvalis*.

Im Gegensatz zur *Rana* sind sie bei *Xenopus* nicht so scharf abgegrenzt.

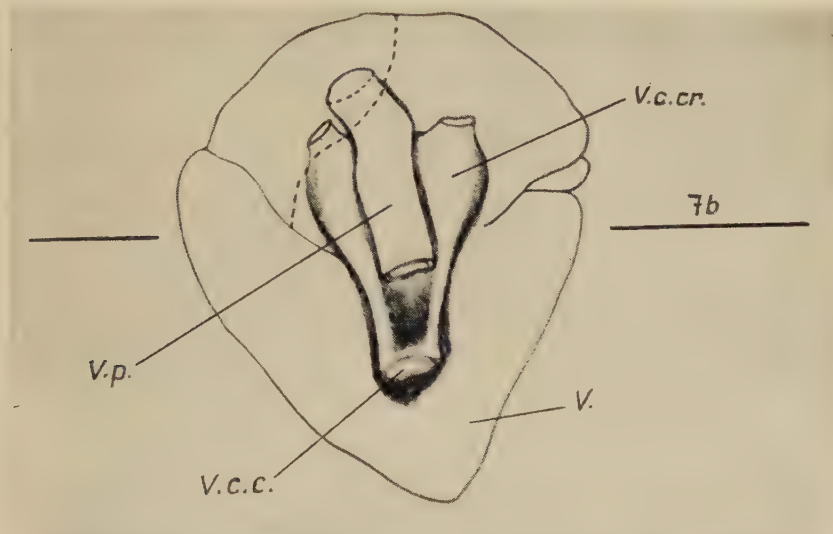


Abb. 7a. Herz von *Xenopus* nach der Metamorphose von dorsal gesehen (schematisch).
Bezeichnung siehe Abb. 7b.

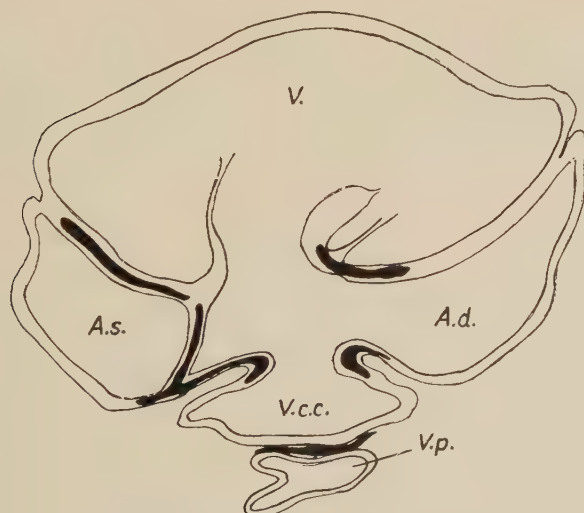


Abb. 7b. Querschnittsbild durch 7a in Höhe der angegebenen Linie.
V. = Ventrikel; A. d. = Atrium dextr.; A. s. = Atrium sinistr.;
V. c. c. = Vana cava caud.; V. p. = Vena pulmonalis.

Keinerlei Veränderungen bewirkt die Metamorphose im sacralen Parasympathicus und am Ganglion ciliare, weshalb hier auf eine nähere Beschreibung verzichtet wird.

Zusammenfassung

Es werden die topographischen Verhältnisse des sympathischen und des vagalen parasympathischen Systems vor und nach der Metamorphose bei *Xenopus laevis* Daudin beschrieben.

Am Sympathicus bewirkt die Metamorphose folgende Veränderungen:

Unter Aufgabe der metameren Gliederung verschmelzen die Grenzstrangganglien 2—4 und 8—10 zu neuen Einheiten. Es tritt eine caudale Verschiebung der praevertebralen Ganglien ein. Die Nervi splanchnici ändern ihre Verlaufsrichtung.

Im cranialen Bereich des Grenzstranges wird bei Larven ein neues kleines Ganglion beschrieben, welches nach der Metamorphose dadurch verschwindet, daß es in die Anastomose zwischen Ganglion jugulare und zweitem Grenzstrangganglion aufgenommen wird.

Im Bereich des vagalen Parasympathicus findet bei der Metamorphose nur eine Änderung der Verlaufsrichtung, insbesondere der Herznerven statt, die in Abhängigkeit von dem Descensus des Herzens steht.

Die extra- und intracardialen Ganglien dieses Nerven werden beschrieben.

Ergebnisse

Beschreibung der Topographie des autonomen Nervensystems bei *Xenopus laevis* vor und nach der Metamorphose. Die Metamorphose bewirkt Umbauvorgänge am Grenzstrang, an den praevertebralen Ganglien und am N. splanchnicus, ebenso wie eine Änderung in der Verlaufsweise des N. cardiacus.

Schrifttum

Anderson, C. A.: Zoologisches Jahrbuch. Abt. f. Anatomie u. Ont. d. Tiere **5** (1892). — Antonelli, A.: Giornale dell'associazione dei naturalisti e medici di Napoli. A I (1890). — Azema, J.: Contribution a l'étude du système nerveux des Batraciens anoures. Montpellier (1892). — Bidder, F.: Archiv f. Anat. Physiol. u. wiss. Medizin (1852) und (1866). — Courvoisier: Arch. f. mikr. Anat. **2** (1866). — Gaskell, W. H., and Gadow, H.: Journal of Physiol., vol. V. (1882). — Gaupp, E.: Anatomie des Frosches (1896—1904). — Horst, van der, C. J.: „Spinalnerven“ in Hdb. d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere II. 1. (1934). — Hirt, A.: „Sympathisches N.-System“ in Hdb. d. vergl. Anatomie der Wirbeltiere II. 1. (1934). — Paterson, N.: The head of *Xenopus laevis*. Quart. J. microsc. Sci **81** (1939) S. 161 bis 234. — Retzius, F.: Biologische Untersuchungen. N. F. VI (1904).

Vergleichende Untersuchungen an der Trigeminus- muskulatur der *Siluridae* (*Teleostei*)

Von

Walter Stix (Wien)

Mit 18 Abbildungen im Text

Inhaltsübersicht

Einleitung	46
I Überblick über die Verhältnisse der Kieferbogenmuskulatur bei den Fischen (Selachier, <i>Amia</i> , <i>Polypterus</i> , <i>Teleostei</i>)	49
II Die Trigeminusmuskulatur der <i>Siluridae</i>	52
A. Muskulatur:	
1. Dorsale Muskeln (Levator arcus palatini, Dilatator operculi)	52
2. Bartelmuskeln (Retractor tentaculi, Extensor tentaculi) ..	61
3. M. adductor mandibulae (A ₁₋₃ , M. intramandibularis)	63
4. Ventrale Muskeln (M. intermandibularis, Protractor hyoidei)	65
B. Innervierung der Muskeln:	
Nn. C _{1d}	67
Nn. add. mand.	68
Nn. C _{1v}	70
III Homologisierung der Siluridenmuskulatur	70
1. Dorsale Muskeln (Levator arcus palatini, Dilatator operculi)	71
2. Bartelmuskeln (Retractor tentaculi, Extensor tentaculi) ...	71
3. M. adductor mandibulae (A ₁₋₃ , M. intramandibularis)	72
4. Ventrale Muskeln (M. intermandibularis, M. protractor hyoidei)	74
IV Zusammenfassung der Ergebnisse	74
V Schrifttum	75
VI Erklärung der verwendeten Abkürzungen (Synonyma)	76

Einleitung

Den Untersuchungen an der Trigemini-muskulatur der *Siluridae*¹ seien zwei Fragen vorangestellt, die bereits W. Lubosch (1929, S. 69) aufgeworfen hat und die für diese Arbeit richtunggebend waren:

1. Sind bei Teleosteen Reste der praeorbitalen Muskulatur der Haie vorhanden?
2. Welche morphologische Bedeutung kommt den Muskeln an der Innenseite des Unterkiefers zu?

Neben der Klärung obiger Kernprobleme wurde eine Homologisierung der gesamten Trigemini-muskulatur der Welse angestrebt. Es wurde daher der Innervierung besonderes Augenmerk zugewandt. Dabei hat sich gezeigt, daß die motorischen Trigemini-verhältnisse innerhalb der *Siluridae* prinzipiell übereinstimmen. Möglicherweise kann das aufgestellte Innervierungsschema auch auf die *Ostariophysi* ausgedehnt werden, da ich beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) ähnliche Verhältnisse fand. Inwiefern die Zustände der *Siluridae* mit einem eventuell aufstellbaren Innervierungsschema der Teleosteen übereinstimmen würden, ist unsicher, weil die älteren Untersucher hauptsächlich Muskelbefunde gaben und den Nervenbezug meist lückenhaft festhielten.

Der erste Teil dieser Arbeit bildet die Grundlage für die im dritten Abschnitt erfolgende Vergleichung. Die Trigemini-muskulatur der Selachier, der *Amia*, des *Polypterus* und der Teleosteen wird hier nur kurz beschrieben. Die Homologisierung gewisser Elemente kann nämlich von verschiedenen Autoren jeweils anders geschehen. Auf diese Meinungsverschiedenheiten wird erst im vergleichenden Teil eingegangen.

Die Selachier stehen wegen ihres typischen Zustandes am Anfang. Von *Amia* interessieren besonders die praeorbital gelegenen Portionen des Levator maxillae superioris (Allis). *Amia* und *Polypterus* wurden wegen ihrer primitiven Verhältnisse aufgenommen.

¹ Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Dozenten Dr. Hofer durchgeführt, der mir auch beratend beistand und das nötige Material zur Verfügung stellte. Herr Prof. W. Marinelli hat mir einen Arbeitsplatz überlassen. Herr Dr. Kähsbauer (Naturhist. Museum Wien) lieh mir einige Skelette aus der Sammlung der Fischabteilung. Allen Herren sei für ihre Unterstützung mein herzlichster Dank ausgesprochen.

Hingegen fehlen *Acipenser* und *Polyodon*, weil sie als Extremformen sicher nicht zu den Teleosteen überleiten. Von diesen selbst wurde nur ein allgemeines Schema entworfen, das eine Einordnung der *Siluridae* ermöglichen soll.

Der zweite Abschnitt bringt die Befunde der untersuchten Welse. Neben der Beschreibung der Trigemini-muskulatur und des motorischen Nervenbezuges wurden auch die Bartelextensoren in die Darstellung einbezogen. Dieses vom N. facialis versorgte Element wurde wegen seines charakteristischen Auftretens bei den Welsen berücksichtigt.

Die präparierten Tiere ordnen sich nach Rauther folgendermaßen ins System der Fische:

Teleostei

Unterordnung: *Ostariophysi*

4. Familie: *Siluridae*

b) *Silurinae*: *Silurus glanis*

c) *Bagrinae*: *Bagrus docmac*

Amiurus nebulosus

d) *Doradinae*: *Synodontis*

e) *Malapterurinae*: *Malapterurus electricus*

Die Trigemini-muskulatur von *Bagrus*, *Synodontis* und *Malapterurus* wurde zum erstenmal untersucht. *Amiurus* und *Silurus* wurden bereits beschrieben. (*Amiurus cattus* — 1848 von Mc. Murrich, 1929 von Lubosch; *Silurus glanis* — 1899 von Juge, 1929 von Lubosch).

Hier sei nun kurz eingeschaltet, nach welchen Gesichtspunkten die Arbeit durchgeführt wurde. Dies ist deshalb besonders wichtig, weil der Trigeninus innerhalb der dorsalen Kopfnerven eine gewisse Sonderstellung einnimmt und noch mannigfaltige Fragen über seinen Aufbau offen stehen. Vorliegende Arbeit soll und kann aber keineswegs die Zusammensetzung des fünften Gehirnnerven klären, weil die Untersuchungen an adulten Teleosteen gemacht wurden. Deshalb wurde auch nicht untersucht, ob der praeorbitale Bartelmuskel der *Siluridae* von einem praemandibulären Branchiomer abstammen könne, sondern lediglich, welcher Zusammenhang zwischen ihm und dem Musculus praeorbitalis der Selachier besteht. Allerdings hat sich im Verlauf der Arbeit gezeigt, daß der Retractor tentaculi der Welse in enger Beziehung zum Adductor mandibulae

steht, was für eine Zuordnung zum Kiefersegment spräche. Das Problem des praemandibulären Branchiomers kann jedoch durch diesen Sachverhalt nicht bindend entschieden werden, da bisher eine eventuelle Verschmelzung in der vorderen Schädelregion nicht einmal durch frühontogenetische Untersuchungen bewiesen werden konnte. Sewertzoff (1923) rechnet zum Beispiel den *M. levator labii superioris* (Vetter, 1874) der Selachier einem praemandibulären Segment zu. Meinen Ergebnissen zufolge bin ich jedoch geneigt, diesen Muskel wie Luther (1908), als Derivat des lateralen Constrictor I aufzufassen.

Hauptaufgabe war es also, die Trigeminusmuskulatur der *Siluridae* mit der anderer Fische zu homologisieren. Als Vergleichsgrundlage wurde die trigeminusinnervierte Muskulatur der Selachier gewählt, weil die Muskulatur der Teleosteer gut von dieser abzuleiten ist. Wie bei den Haien, so sind auch bei den Knochenfischen die motorischen Nervenfasern dem Truncus maxillo — mandibularis angegliedert, und zwar meist dem Ramus mandibularis. Dieser führt bei den Teleosteen fast ausschließlich die visceromotorischen Fasern. Wo eine Muskelinnervierung aus dem R. maxillaris angegeben wurde, hat sich dies bei Nachuntersuchungen als Irrtum erwiesen. Nur die Nerven zum dorsalen Constrictor entspringen fast immer vom ungeteilten Trunc. maxillo-mandibularis. Jedoch sind ihre Fasern meist dem Bezirk des späteren R. mandibularis enger angeschlossen. Die Abstammung der motorischen Äste vom R. mandibularis kennzeichnet diesen als R. posttrematicus des Kiefersegmentes. Während der rein somato-sensible R. maxillaris den zugehörigen R. praetrematicus darstellt.

Die Vergleichung der Teleosteermuskulatur mit der der Selachier läßt sich in den Hauptzügen gut durchführen. So ist zum Beispiel die Homologisierung der dorsalen, lateralen und ventralen Kiefermuskulatur der Knochenfische mit den entsprechenden Bezirken des Constrictor I der Haie wenig problematisch. Der Adductor mandibulae der Knochenfische, der meist dreiteilig ist, ist wohl der dorsalen Adduktorportion der Haie allein homolog. Daher muß für den *M. intramandibularis*, der sich an der Innenseite des Dentale der Teleosteer meist vorfindet, der ventrale Adduktorteil der Selachier als Homologon angesehen werden. Dies für die *Siluridae*, und damit auch für alle anderen Knochenfische, zu beweisen, war eine der beiden Hauptfragen dieser Arbeit.

Das zweite Hauptproblem war, eine Beziehung zwischen dem praeorbitalen Retractor tentaculi der *Siluridae* und dem M. praeorbitalis der Selachier herzustellen. Lageähnliche Portionen wurden bisher außerhalb dieser beiden Gruppen noch bei *Amia* (Allis, 1897) und bei einigen *Plectognathi* (Lubosch, 1929) gefunden. Wie bereits erwähnt, wurde nur eine Vergleichung dieser Portionen angestrebt.

Problematisch ist innerhalb der Teleosteer auch die Homologisierung der einzelnen Köpfe und Schichten des Adductor mandibulae. Es sind nämlich keineswegs immer die drei charakteristischen Portionen klar zu erkennen. Der Add. mand. kann bei einzelnen Formen, wohl aus funktionellen Gründen, in ziemlich differenter Weise gestaltet sein. Bisher wurden, zurückgehend auf Dietz (1914), die Adduktorportionen ihrer Lage nach verglichen, wobei natürlich nicht immer Klarheit herrschte, da Ursprung und Insertion, dem Schädelbau angepaßt, nicht immer gleich erfolgen müssen. Als Hauptkriterium der Homologisierung wurde in dieser Arbeit daher der Nervenbezug herangezogen, weil die Muskelninnervierung sehr konservativ erfolgt, während die Lage durch das Auftreten von Deckknochen, oder durch funktionelle Einflüsse geändert werden kann. Meist stimmten die Muskeln jedoch auch topographisch mit den jeweiligen Vergleichsportionen überein, so daß die Homologisierung auch danach erfolgen konnte.

I Überblick über die Verhältnisse der Kieferbogenmuskulatur bei den Fischen (Selachier, *Amia*, *Polypterus*, *Teleostei*)

a) Selachier: Der dorsale Teil des I. Constrictor (C_{1sd}) ist bei den Selachiern in einen rostralen Teil, den Levator palatoquadrati (M. levator maxillae superioris, Vetter 1874), und einen kaudalen Teil, den M. spiracularis, gesondert. Der zugehörige Nerv entspringt meist hoch vom Ramus mandibularis trigemini.

Der laterale Teil des Constrictor I bildet den Adductor mandibulae. Vielfach wird er durch eine Zwischensehne, die etwa in Höhe des Unterkiefergelenkes auftritt, in eine dorsale und eine ventrale Portion geteilt. Der Muskel wird von mehreren gleichwertigen Ästen aus dem R. mandibularis trig. versorgt.

Der M. praeorbitalis (M. levator labii superioris, Add. β , Vetter, 1874), der rostral in der Orbita entspringt, zieht laterokaudal über das Palatoquadratum zum Mundwinkel und inseriert an der Sehnenplatte des Adductor mandibulae. Luther (1908) hält ihn für

eine Portion des Add. mand. Sein Nervenbezug erfolgt nämlich aus dem gleichen Bezirk des R. mand. trig. aus dem auch die motorischen Fasern für den Add. mand. entspringen. Die Ontogenese spricht gleichfalls für obige Annahme. Der Muskel ist embryonal ein vorderer Auswuchs der Muskelanlage des Mandibularbogens (Sewertzoff, 1923).

Ventral bilden die oberflächlichen Konstriktoren des Kiefer- und Hyoidbogens eine einheitliche Schicht. Die versorgenden Äste des N. trigeminus und N. facialis anastomosieren vielfach. Im rostralen Teil des zusammenhängenden C₁ und C₂ sv kann es zur Sonderung eines primitiven M. intermandibularis kommen.

b) *Amia*, *Polypterus* und *Teleostei*: Als Abkömmlinge des C₁d sind ein Levator arcus palatini und ein Dilator operculi vorhanden. *Polypterus* hat außerdem noch einen M. spiracularis, der vom Frontale zum kaudalen Rand der dritten Spiracularplatte zieht. Die Innervierung obiger Muskeln erfolgt durch einen eigenen Ast des R. mand. trig., der vielfach hoch am Truncus maxillo — mandibularis abzweigt.

Der Add. mand. von *Amia* besteht nach Allis (1897) aus zwei Schichten (A₂, A₃). Der äußere Muskel (A₂) ist in drei Teile gegliedert. Beide Adduktorportionen (A₂, A₃) setzen sich ventral von der Zwischensehne jeweils in einen Add. mand. intramandibularis (A_ω, Vetter, 1878) fort. Dieser vollzieht die Befestigung am Unterkiefer, wobei die meisten Fasern am Meckelschen Knorpel ansetzen. Der Add. mand. intramandibularis wird von einem eigenen Ästchen des R. mand. trig. versorgt.

Praeorbital liegen bei *Amia* die Portionen 3 und 4 des Levator maxillae superioris. Die Köpfe 1 und 2 ziehen hinter dem Bulbus dahin (Allis). Die beiden kaudalen Bündel, die vom Parabasale zu den Adduktorsehnen ziehen, werden von Luther (1913) als tiefe Adduktorteile aufgefaßt und als Mm. parabasales bezeichnet. Lms₃ (M. praeorbitalis, Luther, 1913) entspringt am Palatinum und setzt sich mit langer Sehne in die Endsehne von A₃ fort. Lms₄ (M. nasalis, Luther, 1913) hat seinen Ursprung am Frontale und inseriert am Palatinum. Interessant ist, daß die Portionen des Lev. max. sup. bei *Amia*larven von 10 mm als Adduktorteile erscheinen. Diese ziehen waagrecht nach rostral. Einige Fasern inserieren am knorpeligen Palatinum, andere aber enden im Bindegewebe (Allis, 1897). Den Nervenbezug erhalten alle Portionen des Lev. max. sup. aus einem einzigen Ast, der von der unteren Fläche des R. mand. trig. ent-

springt. Der Abgang dieses Nerven erfolgt nach der Abzweigung des Astes zu den Mm. lev. arcus palatini und dilatator operculi.

Im Bereich des Adductor mandibulae finden sich bei *Polypterus* drei Muskeln. Pollard (1892) bezeichnete sie von außen nach innen als Masseter, Temporalis und Pterygoideus. Der Masseter entspringt vom Suspensorium. Er setzt zum Teil am Unterkiefer an. Tiefere Fasern inserieren aber an der gemeinsamen Endsehne von Temporalis und Pterygoideus. Diese Muskeln haben ihren Ursprung am Cranium. Ihre gemeinsame Sehne setzt am Unterkiefer an. Gleichzeitig bildet sie die Ursprungsfläche für einen rudimentären M. add. mandibularis intramandibularis (Luther, 1913), der am Meckelschen Knorpel inseriert. Zwei Nervenäste für Temporalis und Pterygoideus zweigen hoch vom Trigeminalganglion ab. Der Masseter erhält seinen Ast vom R. mand. trig. (Allis, 1922).

Der Add. mand. der *Teleostei* besteht dorsal der Zwischensehne aus drei Teilen, die von außen nach innen als A₁, A₂ und A₃ bezeichnet werden (Vetter, 1878). Diese Portionen können bei den verschiedenen Arten die mannigfaltigsten Differenzierungen aufweisen. Ventral der Zwischensehne, deren Struktur gleichfalls sehr variabel ist, befindet sich der M. add. mandibulae intramandibularis (A_ω, Vetter, 1878). Die Innervierung erfolgt durch Äste des R. mand. trig. Dieser verläuft medial von A₁ und lateral von A₃. Zu A₂ verhält er sich unterschiedlich (Dietz, 1914).

Bei den *Siluridae* (Mc Murrich, 1848; Juge, 1899; Lubosch, 1929) und bei einigen *Plectognathi* (Lubosch, 1929) finden sich Muskelemente, die in ihrer Lage gewisse Übereinstimmungen mit den praeorbitalen Larvenmuskeln von *Amia* aufweisen. Während der Retractor tentaculi der *Siluridae* vom NV₃ versorgt wird, gibt Lubosch für den „allgemein als M. retractor maxillae zu bezeichnenden Muskel“ (1929, S. 150) der *Plectognathi*, der bei den einzelnen Arten verschiedene Differenzierungen aufweist, eine Innervierung durch Äste des NV₂ an.

Die ventrale Muskulatur von *Amia*, *Polypterus* und den *Teleostei* ist differenzierter als die der Selachier. Die Innervationsgebiete der Nn. trigeminus und facialis überschneiden sich jedoch gleichfalls vielfach.

Die primitivsten Verhältnisse zeigt *Polypterus*. Sein einheitlicher M. intermandibularis heftet sich am Meckelschen Knorpel an. Der Protractor hyoidei und der M. hyohyoideus hängen zusammen.

Der *M. intermandibularis* von *Amia* kann in zwei Teile zerlegt werden. Sein Protractor hyoidei besteht aus einer tieferen und einer höheren Portion (*M. geniohyoideus superior* und *inferior*; Allis, 1897).

Bei den *Teleostei* tritt der Protractor hyoidei unterschiedlich in Erscheinung. Besonders sein Ansatz verhält sich zum *M. intermandibularis* sehr different. Vielfach wird der Prot. hyoidei durch eine Zwischensehne quer geteilt.

Die Innervierung des *M. intermandibularis* erfolgt durch den R. mand. trig. Der Protractor hyoidei wird hauptsächlich vom R. mand. trig. versorgt. Er empfängt jedoch in seinem kaudalen Teil auch Fasern vom R. hyoideus fac.

II Die Trigemini-muskulatur der *Siluridae*

Bei *Silurus* habe ich ähnliche Verhältnisse wie Juge (1899) gefunden. Die reiche Gliederung des Add. mand., wie sie Lubosch (1929) angibt, wird von Facialisästen hervorgerufen, die den Muskel im Ursprung durchziehen. Daher möchte ich den Add. mandibulae wie Juge, nämlich dreigeteilt, auffassen. Juge unterscheidet eine zweiteilige, höhere „portion superficiel (a-partie latérale de l'adducteur mandibulaire superficiel, b-partie médiale de l'add. mand. sup.)“ und eine tiefere „portion profonde“. Ansonsten stimmen beide Beschreibungen mit nachfolgenden Aufzeichnungen wesentlich überein. Auch die Befunde an *Amiurus*, von Mc Murrich (1848) und Lubosch (1929), kann ich größtenteils bestätigen. Den Retractor tentaculi (Add. tentaculi — Mc Murrich) fand ich, wie Mc Murrich, zweizipfelig inserierend. Lubosch sah diesen, durch den sensiblen Tentakelast (Abb. 10) hervorgerufenen Zustand nicht (Lubosch, 1929, S. 83). Mc Murrich bezeichnet den Vorderteil des *M. add. arcus palatini*, seiner Funktion entsprechend, als Add. tentaculi. Einen eigentlichen Extensor tentaculi (Abb. 10, 11), wie er tatsächlich vorhanden ist, haben beide Autoren nicht angegeben.

A) Muskulatur

1. Dorsale Muskeln: Levator arcus palatini und Dilatator operculi

Der Levator arcus palatini von *Silurus* entspringt an der lateralen Schädelkante (Abb. 1). Sein Ursprung erfolgt schmal von der Unterseite des Frontale und Postfrontale. Der rostralste Muskelursprung

vom Praefrontale greift mit einigen Fasern auch auf die Oberseite dieses Knochens über (Abb. 1, 2). Als Fortsetzung dieser Fasern erscheint der Lev. arc. pal. etwas verdickt. Diese Verdickung befindet sich rostral des Adductor mandibulae und ist nach Abtragung von Haut und Bindegewebe sofort sichtbar. Caudal von der soeben erwähnten Anschwellung zieht der Lev. arc. pal. in schräger Richtung

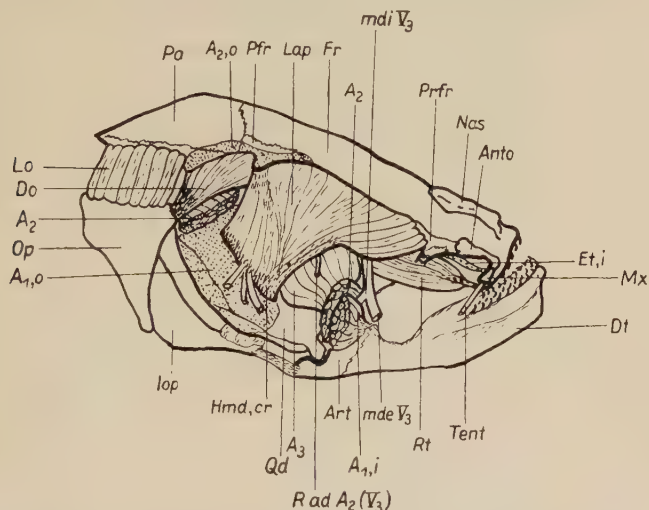


Abb. 1. *Silurus glanis*. Seitenansicht des Schädels nach Entfernung von A₁ und A₂. Ursprung und Ansatz von A₁ und A₂ ersichtlich.

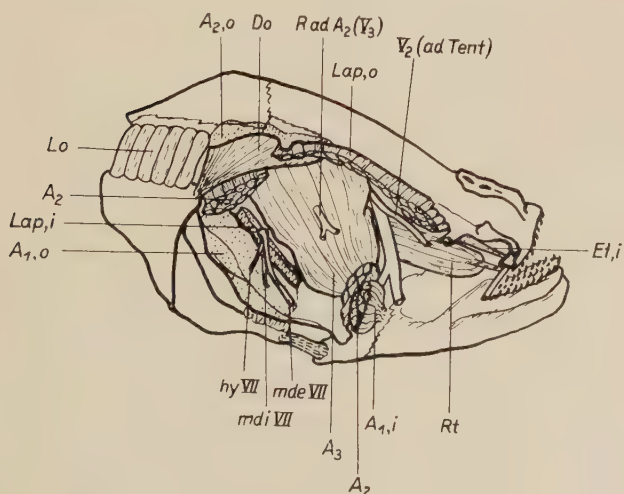


Abb. 2. *Silurus glanis*. Ansicht nach Entfernung des M. levator arcus palatini

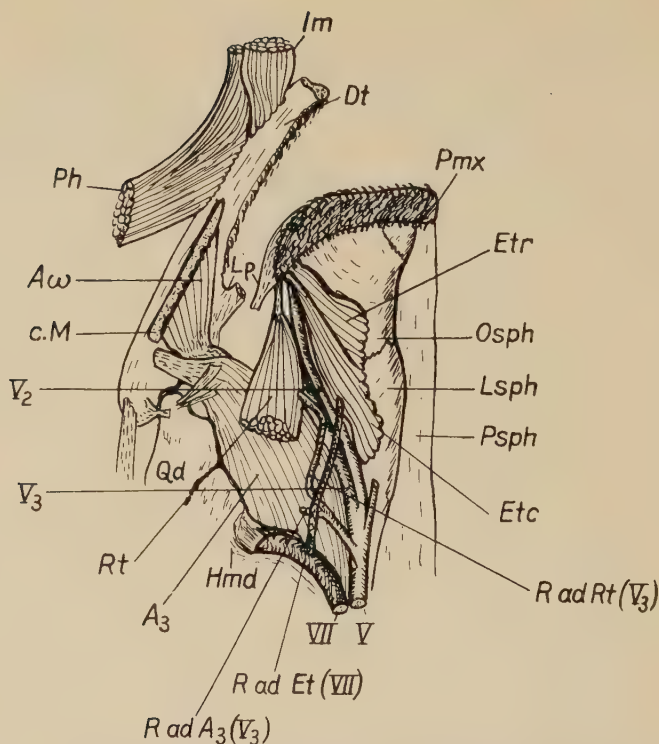


Abb. 3. *Silurus glanis*. Ventralansicht. Vomer, Metapteryoid und M. add. arcus palatini entfernt. Unterkiefer ausgeschwenkt. Ansatz und Innervierung der tiefen Adduktorschichte (A_3) und der Mm. intramandibularis ($A\omega$), retractor tentaculi und extensor tentaculi.

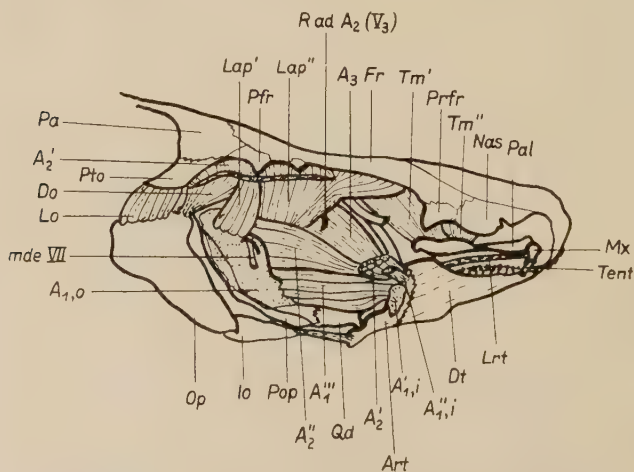


Abb. 4. *Bagrus docmac*. Seitenansicht des Schädels nach Entfernung von A_1 und A_2' . Ursprung und Ansatz von A_1 und A_2' eingezeichnet.

(von dorso-rostral, nach caudo-ventral) zur Crista des Hyomandibulare, wobei er die Portionen A_{1-2} von der tiefen Schichte A_3 trennt. Der Vorderrand des Lev. arc. pal. ist, soweit der Muskel zwischen dem Add. mand. verläuft, sehnig. Auch der Ursprung vom

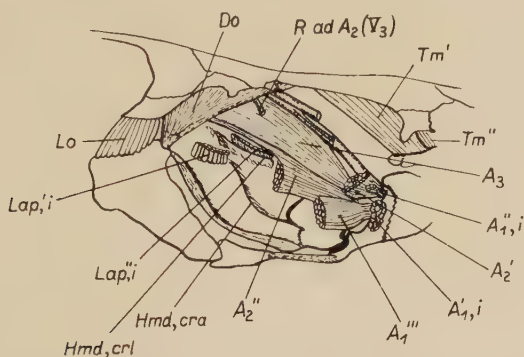


Abb. 5. *Bagrus docmac*. Tiefe Adduktorschichten. Insertion des M. levator arcus palatini und der höheren Adduktorschichten. Lage des Tentakelmuskels.

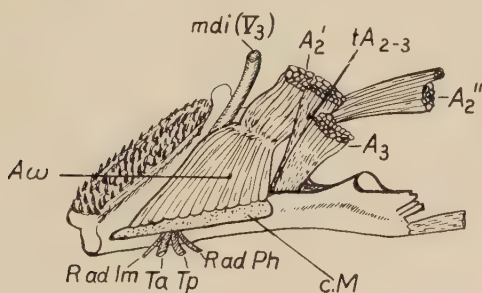


Abb. 6. *Bagrus docmac*. Rechter Unterkiefer von innen. Insertion der Adduktorschichten und des M. intramandibularis ($A\omega$).

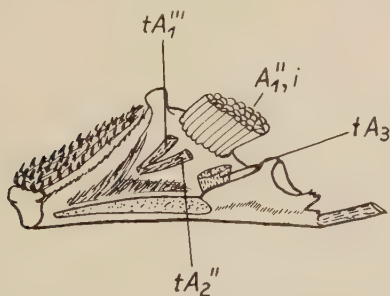


Abb. 7. *Bagrus docmac*. Rechter Unterkiefer von innen. Insertion von Adduktorschichten (A_1' , A_1''' ; A_2'' und A_3). M. intramandibularis entfernt.

Postfrontalfortsatz (Processus postorbitalis) ist sehnig durchzogen. Die Insertion des Lev. arc. pal. findet mit schmäler, von Muskelfasern durchsetzter Sehne an einer Kante des Hyomandibulare statt (Abb. 1, 2).

Der Dilatator operculi von *Silurus* hat seinen Ursprung weit rostral. Der fächerförmige, flache Muskel entspringt mit seinen vordersten Fasern medial vom Lev. arc. pal. am Frontale und dehnt seinen Ursprung über das Postfrontale bis zum rostralsten Pteroticum aus. Auch der Dil. op. hat einen gering sehnigen Vorderrand. Seine Fasern konvergieren sehr stark und setzen mit dünner Sehne am obersten Operculum an. Der Dil. op. trennt die Portion A_2 im Ursprung. Er wird, in situ, von der lateralen A_2 -Portion bedeckt.

Bei *Bagrus* verhält sich der Lev. arc. pal. ähnlich wie der von *Silurus*. Die rostralsten Fasern entspringen jedoch nur vom Frontale. Auch wird der Muskel durch den Ursprung von A_2' etwas von der lateralen Schädelkante verdrängt (Abb. 4). Der Lev. arc. pal. wird vor seiner Insertion durch ein Bündel von A_2'' getrennt. Sein rostraler Teil (Lap'') setzt sehnig an einem Kamm des Hyomandibulare (Abb. 5, Hmd, crl) an, während sein caudaler Teil (Lap') hinter der Crista für den Add. mand. (Abb. 4, 5, Hmd, cra) muskulösen Ansatz am Hyomandibulare findet.

Auch der Dil. op. von *Bagrus* verhält sich so wie der von *Silurus*, ohne jedoch den Adduktorsprung zu teilen. Seine Lage ist aus Abb. 5 ersichtlich.

Ursprung und Ansatz der Mm. lev. arc. pal. und dil. op. von *Amiurus* sind fast übereinstimmend mit den soeben beschriebenen Formen. Abweichend ist nur der Ursprung des Dil. op., der bei *Amiurus* auf Frontale und Postfrontale beschränkt ist, sowie die Lage beider Muskeln medial vom Add. mand., weshalb diese Muskeln erst nach Abtragung des gesamten Add. mand. vollständig sichtbar werden (Abb. 10, 11).

Höchst eigenartig ist nun der Lev. arc. pal. von *Synodontis* (Abb. 13). Dieser Muskel erscheint nämlich wie eine selbständig gewordene Portion Lap' von *Bagrus* (Abb. 4), weshalb ich den Lev. arc. pal. von *Synodontis*, und auch den von *Malapterurus* (Abb. 16) von dieser Portion herleiten möchte. Der Lev. arc. pal. von *Synodontis* entspringt nur vom lateralsten Processus postorbitalis, welcher von den charakteristischen Knochenplatten dieser Form überdeckt wird. Er setzt sich vom Ursprung aus pyramidenförmig erweiternd, am Hyomandibulare an, wobei sein größter Durchmesser

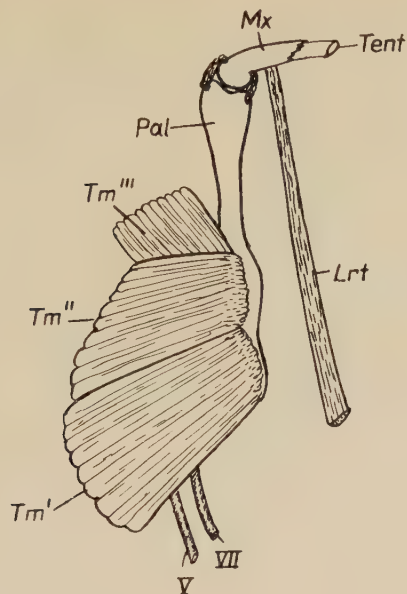


Abb. 8. *Bagrus docmac*. Tentakelapparat. Dorsalansicht. Ansatz und Innervierung des Tentakelmuskels.

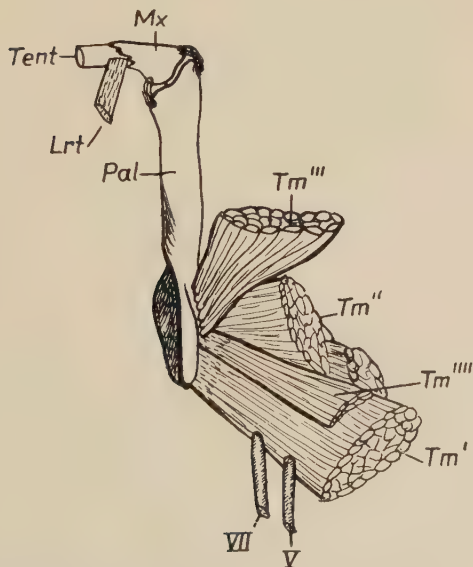


Abb. 9. *Bagrus docmac*. Tentakelapparat. Ventralansicht. Ansatz und Innervierung der Bündel des Tentakelmuskels. Ansatz des Tentakelligamentes (Lrt).

in der Insertionsfläche erreicht wird. Diesen Zustand des Lev. arc. pal., den eng begrenzten, sehnigen Ursprung vom Proc. postorb. und die ständige Verdickung bis zur Insertion am Hyomandibulare, habe ich beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) gleichfalls gefunden. Die allgemeinen Verhältnisse des Lev. arc. pal. der Teleosteer sind ähnlich.

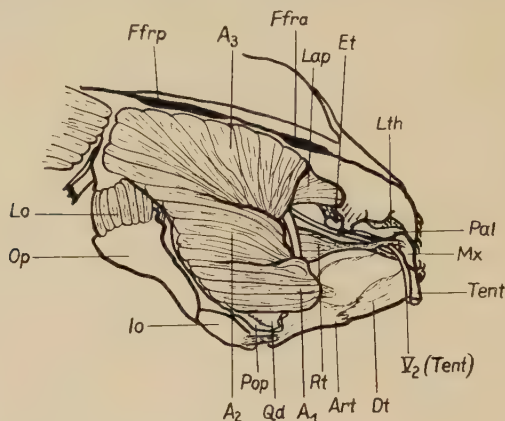


Abb. 10. *Amiurus nebulosus*. Seitenansicht des Schädels nach Entfernung von Nasale, Antorbitale und der Circumorbitalia. Lage des M. adductor mandibulae. Insertion der Mm. retractor tentaculi und extensor tentaculi.

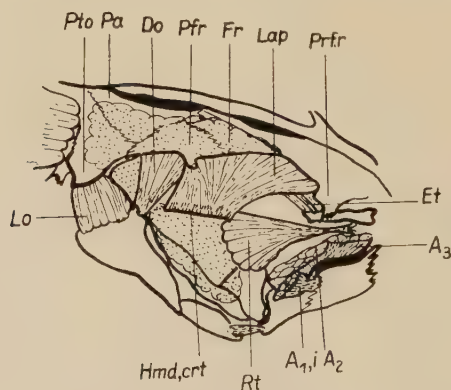


Abb. 11. *Amiurus nebulosus*. Nach Entfernung des M. adductor mandibulae. Ursprung und Ansatz des M. adductor mandibulae. Muskelstumpf A₃—A₃ rostral verschoben. Lage der Mm. levator arcus palatini, retractor tentaculi und extensor tentaculi.

Der Dil. op. von *Synodontis* verhält sich wie der aller bisher beschriebenen Welse (Abb. 13). Abweichend ist seine Aufspaltung in zwei Portionen. Der rostrale Teil (Do''), der von der Unterseite des Frontale entspringt, setzt vor Do', der vom Postfrontale kommt, an.

Malapterurus zeigt in den Mm. lev. arc. pal. und dil. op. Verhältnisse, die sehr eng an die von *Synodontis* anschließen. Auch hier entspringt der Lev. arc. pal. vom Postfrontale, das allerdings eine etwas

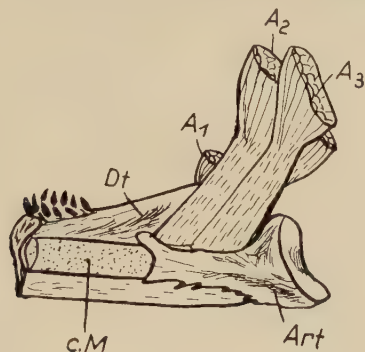


Abb. 12. *Amiurus nebulosus*. Rechter Unterkiefer von innen. Insertion der Adduktorschichten.

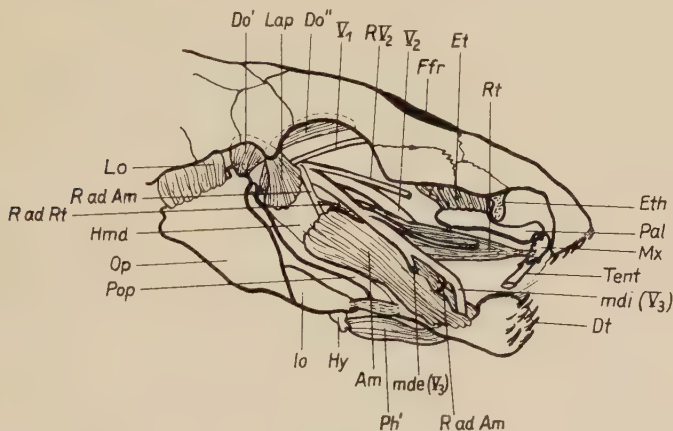


Abb. 13. *Synodontis spec.* Seitenansicht des Schädels. Lage und Nervenbezug der Mm. adductor mandibulae und retractor tentaculi.

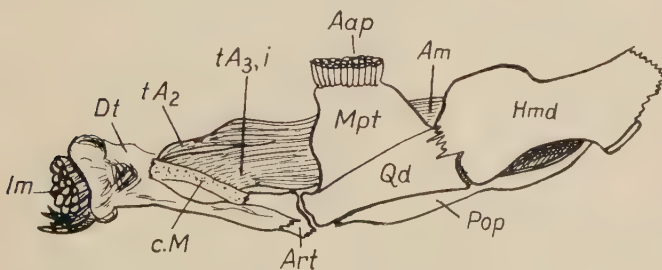


Abb. 14. *Synodontis spec.* Medialansicht des rechten Unterkiefers. Ansatz von A₃ am Meckelschen Knorpel.

andere Form hat und gemeinsam mit den Circumorbitalia einen lateral weit vom Schädel abstehenden Bogen bildet. Seinen Ansatz findet der Muskel gleichfalls am Hyomandibulare, hinter dem Ursprungsgebiet des Add. mand., wobei auch einige Fasern noch auf das benachbarte Praeoperculum übergreifen. (Abb. 16). Bei *Malap-*

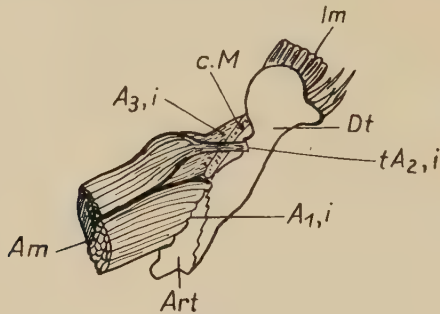


Abb. 15. *Synodontis* spec. Lateralansicht des rechten Unterkiefers. Insertion des M. adductor mandibulae.

terurus ist der Dil. op., wie bei *Synodontis*, in einen rostralen und einen caudalen Teil gespalten (Abb. 16). Allerdings wird der Muskel erst nach Entfernung des mächtigen Add. mand. sichtbar, da ihn dieser von außen her überlagert.

Übereinstimmend ist also bei den Welsen die Gestalt des Dilator operculi, der Ursprung und Ansatz sehr konstant beibehält. Der

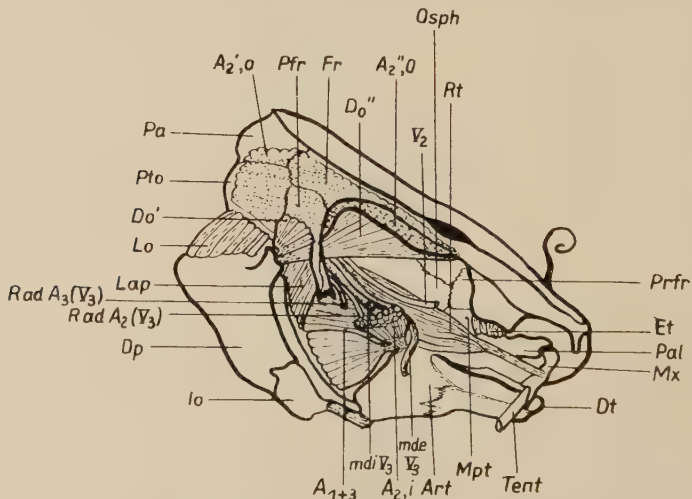


Abb. 16. *Malapterurus electricus*. Seitenansicht des Schädels. Antorbitale, Circumorbitalia und die hohe Adduktorschicht A_2' entfernt. -Ursprung, Ansatz und Nervenbezug von A_3 .

Levator arcus palatini hingegen zeigt eine auffallende Rückbildung, die in systematischer Reihenfolge stattfindet, und zwar so, daß der Muskel von *Silurus* bis *Malapterurus* seinen Ursprung, wie auch seinen Ansatz, immer weiter nach caudal zu vermindert, bis der Muskel schließlich eine Lage einnimmt, die auch der gleiche Muskel bei vielen anderen Knochenfischen aufweist.

2. Bartelmuskeln: Retractor tentaculi und Extensor tentaculi

Der zum Retractor tentaculi antagonistische Extensor tentaculi, der vom N. facialis innerviert wird, wurde wegen seines charakteristischen Auftretens bei den Welsen in die Darstellung einbezogen.

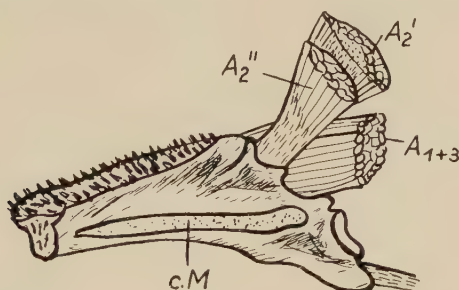


Abb. 17. *Malapterurus electricus*. Rechter Unterkiefer von innen. Insertion des M. adductor mandibulae.

Bei *Silurus glanis* besteht der Retractor tentaculi, wie bei allen anderen Formen außer *Bagrus*, aus einem einzigen Muskelbündel. Der spindelförmige Muskel, dessen Fasern rostral in eine lange, dünne Endsehne übergehen, hat seinen Ursprung vom oberen Drittel der lateralen Fläche des Metapterygoid. Er zieht vom vorderen Metapterygoid horizontal rostralwärts und inseriert an der Tentakel, in unmittelbarer Nähe des Bartelursprunges vom Maxillare (Abb. 1).

Der Extensor tentaculi ist bei *Silurus* in zwei flache Muskelschichten gesondert. Der Ext. tent. rostralis (Ext. tent. anterior — Juge) entspringt vom Orbitosphenoid, während der Ext. tent. caudalis (Ext. tent. posterior — Juge) caudal davon vom Laterosphenoid kommt (Abb. 3). Die Endsehnen beider Portionen finden ihren Ansatz am Maxillare (Abb. 1).

Abweichende Verhältnisse der Bartelmuskeln weist *Bagrus* auf. Der in mehrere Teile aufgespaltene Tentakelmuskel (Abb. 8, 9), der wie ein Ext. tent. der anderen Weise von der Seitenwand des Schädels (Latero-, Orbitosphenoid) entspringt und seinen Ansatz am

verbreiterten, caudalen Palatinum hat, stellt nämlich eine Verschmelzung dar. Er wird, ähnlich den Mm. retractor tent. und extensor tent., von je einem Ast aus den Nn. trigeminus und facialis innerviert. Außerdem dürfte er das Material des Retr. tent. erhalten haben. Wie aus der Abb. 4 ersichtlich ist, zieht ein Band vom Metapterygoid zum Maxillare (Lrt, Abb. 4). Dieses halte ich für ein muskelhomologes Ligament. Der Lage nach ist es ein Rudiment des Retr. tent., dessen Muskelmasse nach dorsal verlagert wurde.

Alle folgenden Formen zeigen nun, ganz abgesehen von der Innervierung der Mm. retr. tent. und ext. tent., bereits in der Lage dieser beiden Muskeln Merkmale, die die Auffassung, daß es sich bei ihnen um Abspaltungen vom Add. mand., bzw. vom Add. arc. pal., handle, stützen.

Der Retr. tent. von *Amiurus* erscheint als ausgesprochene rostrale Fortsetzung des Add. mand., dessen drei Portionen abweichend vom Gesamtbauplan liegen, indem sie sich alle lateral vom NV₃ befinden. Seinen Ansatz hat der Retr. tent. mit einer zweizipfeligen Sehne am Maxillare (Abb. 10). Die beiden Enden der Sehne umgreifen den in die Bartel einziehenden sensiblen V₂ (Abb. 10) und inserieren dorsal und ventral am Maxillare.

Entgegen den Angaben von Mc Murrich und Lubosch habe ich bei *Amiurus* einen wohlentwickelten Extensor tentaculi gefunden (Abb. 10, 11). Dieser entspringt von der Schädelseitenwand und zieht kurz und steil nach lateral. Er setzt, wie alle anderen Ext. tent., am Palatinum an.

Ein übereinstimmendes Verhalten der Mm. retr. tent. und ext. tent. weisen *Synodontis* und *Malapterurus* auf, weshalb ich beide Gattungen gemeinsam beschreiben will. Bei ihnen ist der Retr. tent. in seinem Ursprung von dem des Add. mand. überhaupt nicht zu trennen (Abb. 13 und 16). Der Ansatz der Endsehnen erfolgt, wie üblich, am Maxillare. Bei beiden Exemplaren wurde also der Ursprung caudal verlagert, so daß die Fasern vom hinteren Metapterygoid und rostralen Hyomandibulare entspringen. Das Verhalten des Ext. tent. weicht keineswegs von den bisher geschilderten Zuständen ab, weshalb ich sie nicht erneut beschreiben will.

Übereinstimmend kann nun zusammengefaßt werden, daß, besonders bei den letzten drei Gattungen, die Mm. retr. tent. und ext. tent. als Abspaltungen vom Adductor mandibulae, bzw. vom Add. arcus palatini, erscheinen. Viel sicherer als durch die Lage wird natürlich obige Auffassung durch den Nervenbezug erhärtet.

3. Musculus adductor mandibulae (A_{1-3} , M. intramandibularis)

Der Adductor mandibulae weist verhältnismäßig reiche Differenzierungen auf. Die gewählten Bezeichnungen A_{1-3} beziehen sich bereits auf die im vergleichenden Teil neu aufzustellende Einteilung. Für den M. intramandibularis wurde die Benennung $A\omega$ aufgenommen.

Der Add. mand. von *Silurus* ist leicht in die charakteristischen drei Portionen zu sondern. Besonders die tiefe Schicht (A_3) ist eindeutig festzustellen, da ihr Ursprung durch den Lev. arc. pal. (Abb. 1) von dem der Portionen A_1 und A_2 geschieden wird. Diese entspringen lateral der Mm. lev. arc. pal. und dil. op. vom postorbitalen Schädeldach und sind erst vor ihrer Insertion genau zu unterscheiden. A_2 wird im Ursprung durch den Dil. op. geteilt (Abb. 1). Der laterale Teil entspringt schmal vom Postfrontale und vom Parietale, während wenige Fasern vom Frontale und Pteroticum kommen. Der medial vom Dil. op. entspringende Teil findet seinen Ursprung am Pteroticum. A_1 hat seinen Ursprung am Hyomandibulare und dem Vorderrand des Praeoperculum (Abb. 1, 2). A_3 entspringt vom Hyomandibulare und mit wenigen Fasern vom angrenzenden Metapterygoid (Abb. 2, 3).

Während A_1 fleischig am Articulare ansetzt, inseriert A_2 am Oberrand desselben Knochens (Abb. 1, 2). A_3 hingegen setzt sich in den M. intramandibularis ($A\omega$) fort (Abb. 3). Einen selbständigen Ansatz finden wenige Fasern des medialen A_3 caudal der Cartilago Meckeli, indem sie sich mit flacher Sehne am Articulare ansetzen (Abb. 3). Der M. intramandibularis inseriert ausschließlich an der Cartilago Meckeli ($A\omega$; Abb. 3).

Die reichste Differenzierung des M. add. mand. fand ich bei *Bagrus* (Abb. 4 bis 7). Die Ursprungsflächen der oberflächlichsten Fasern von $A_{1, 2}$ stimmen mit denen von *Silurus* überein. Eine Trennung des Ursprunges durch den Dil. op. erfolgt jedoch nicht. A_1 teilt sich vor der Insertion in drei Köpfe. A_1' und A_1'' , deren Ursprung am Hyomandibulare und Praeoperculum liegt, inserieren so, daß A_1' fleischig, lateral am Articulare, und A_1'' mit dünner Endsehne dorsal davon ansetzt. Der mediale Teil von A_1'' bleibt muskulös und inseriert so am dorsalen Rand des Articulare. A_1''' entspringt von einer Crista des Hyomandibulare. Sein Ansatz erfolgt mit überaus dünner Sehne medial am Dentale. A_2 hat zwei Portio-

nen. A_2' kommt schmal vom Frontale, Postfrontale und Pteroticum, sowie gemeinsam mit A_1 vom Hyomandibulare, caudal vom Kamm für den Add. mand. A_2' setzt sich bei *Bagrus* in den M. intramand. fort (Abb. 6). Ein mediales Bündel vereinigt sich mit der Endsehne von A_3 (Abb. 6). A_2'' entspringt von einer Crista des Hyomandibulare, wobei der Ansatz des Lev. arc. pal. getrennt wird (Abb. 4, 5). Wenige Fasern laufen medial des Lev. arc. pal. caudad weiter und entspringen gemeinsam mit A_3 am dorso-rostralen Hyomandibulare (Abb. 5). A_2'' inseriert mit dünner Endsehne am medialen Dentale (Abb. 7), ventral des Ansatzes von A_1''' , während A_3 mit verhältnismäßig starker Sehne an einer medialen Crista des Articulare inseriert, unmittelbar hinter dem caudalen Ende der Cart. Meck. (Abb. 6, 7).

Eine Sonderstellung nimmt der Add. mand. von *Amiurus* ein, bei dem der gesamte Add. mand. lateral von den Mm. dil. op. und lev. arc. pal. liegt (Abb. 10). Die Portionen A_2 und A_3 sind erst unmittelbar vor ihrer Insertion sicher zu trennen. Im vordersten Drittel beginnt sich eine sehnige Trennung anzubahnen (Abb. 11), die allerdings erst vor der Insertion vollständig erfolgt (Abb. 12). Der Ursprung des Add. mand. erfolgt von den nämlichen Knochen wie der aller übrigen Formen. A_3 entspringt von Frontale, Postfrontale, Parietale, Pteroticum und mit einigen Fasern auch noch vom Hyomandibulare (Abb. 10, 14). Die Ursprungsfläche vom Hirnschädel reicht sehr weit nach dorso-medial, bis in die unmittelbare Nähe der Fissura frontalis (Abb. 10). A_1 entspringt caudal des Retractorursprunges vom Hyomandibulare, sowie von der Vorderkante des Praeoperculum, wobei die Fasern dieser Portion unmittelbar mit denen der Portion A_2 zusammenhängen, und sich erst etwa auf halbem Wege trennen. Der Ansatz von A_1 findet muskulös an der Außenseite des Articulare statt (Abb. 11). Eine intramandibulare Portion des Add. mand. habe ich bei *Amiurus* nicht gefunden. Die beiden flachen Endsehnen von A_2 und A_3 setzen caudal der Cart. Meck. an einem Kamm des Articulare an (Abb. 12).

Ganz sonderbar ist nun der Add. mand. von *Synodontis* gestaltet (Abb. 13). Er ist von sehr geringem Ausmaß und besteht bis vor seiner Insertion aus einer einheitlichen Portion. Dem Ursprung nach könnte man den gesamten Add. mand. als einen rostrad verlagerten Teil A_1 auffassen. Allerdings spricht der Nervenbezug dafür, daß es sich beim Add. mand. von *Synodontis* um das Ergebnis einer Verschmelzung handelt. Es sei auf Abb. 13 verwiesen, aus der ersichtlich

ist, daß der Add. mand. einen proximalen und einen distalen Ast des R. mand. trig. erhält. Der Ursprung des Add. mand. erfolgt von der ventralen Hälfte des Hyomandibulare und vom angrenzenden Metapterygoid. Die Fasern des Add. mand. sind im Ursprung von denen des Retr. tent. kaum zu trennen (Abb. 13). Der einheitliche Muskel sondert sich vor der Insertion in die drei charakteristischen Portionen (Abb. 14, 15). A_1 setzt dorso-lateral am Articulare an. A_3 inseriert sehnig an der Cart. Meck. Zu einer Bildung eines M. intramand. kommt es also nicht. Die dünne Endsehne von A_2 findet am Dorsalrand des Dentale Ansatz.

Der Ursprung des Add. mand. von *Malapterurus* dehnt sich mächtig auf dem Schädeldach aus und erreicht dorsal fast die Mediane (Abb. 16). A_2 besteht aus zwei Schichten. A_2' ist die stärkere Portion und entspringt breit vom Frontale, Postfrontale, Parietale und Pteroticum. A_2'' entspringt schmal, medial von A_2' , von dem nach vorne schauenden Rand des Frontale und mit wenigen Fasern vom Postfrontale (Abb. 16). A_1 und A_3 entspringen vom Hyomandibulare und divergieren erst vor dem Ansatz der Portion A_1 . Die Portion A_{1-3} läßt sich zwar vor der Insertion in zwei Teile trennen, ihr Ansatz erfolgt jedoch so, wie der einer Portion A_1 , nämlich dorso-lateral am Articulare (Abb. 17). Daß A_3 -Fasern beigemennt sind, läßt sich durch den Nervenbezug und den Ursprung annehmen. A_2 inseriert an der dorsalen Kante des Articulare (Abb. 17). A_2' setzt lateral, A_2'' medial an. Ein M. intramand. ist nicht vorhanden.

Der Add. mand. ist der unterschiedlichste Muskel der Welse. Übereinstimmend kann höchstens festgestellt werden, daß sich, besonders was den Nervenbezug anbelangt, die drei Portionen des Add. mand. (A_1 , A_2 , A_3) meist vorfinden. Der M. intramand. ist bei *Silurus* und *Bagrus* gut ausgebildet, bei *Synodontis* wohl erst später reduziert worden, während er bei *Amiurus* und *Malapterurus* nicht mehr vorzufinden ist.

4. Ventrale Muskeln (Intermandibularis, Protractor hyoidei)

Die ventrale Muskulatur von *Silurus* steht in gewissem Gegensatz zu der bei den anderen Formen. *Silurus* hat nämlich die Mm. intermand. und prot. hyoid. so ausgebildet, wie sie bei den meisten anderen Teleosteern gleichfalls in Erscheinung treten. Der Intermand. verbindet die beiden Dentalia unmittelbar hinter der Symphyse. Der Protr. hyoid. entspringt jeweils vom Hyoid, und zwar vom

Epihyale und dem angrenzenden Ceratohyale, und zieht rostrad, um caudal des Intermandibularis-Ansatzes am ventro-medialen Dentalerand anzusetzen. Einige mediale Fasern ziehen, ventral des caudalen Intermand., zum gegenseitigen Protr. hyoid.-Bündel, um sich mit diesem zu vereinigen (Abb. 3).

Die ventrale Muskulatur aller anderen von mir untersuchten Welse zeigt ziemlich übereinstimmende und wesentlich kompliziertere Verhältnisse. Ich fasse die Abspaltung der äußersten Protractorschicht (Ph') als durch Anpassung an eine Bewegung der ventralen Barteln bedingte Bildung auf. Ob der verhältnismäßigen Übereinstimmungen seien die Befunde bei den übrigen Formen gleich gemeinsam beschrieben.

Der Intermand. ist bei fast allen Formen ausgebildet. Seine Lage stimmt mit der des Intermand. von *Silurus* überein. Lediglich bei *Malapterurus* erscheint der Intermand. etwas anders. Durch den Symphysenwulst dieser Form wird nämlich der Intermand. getrennt. Er entspringt medial von diesem Wulst und strahlt lateral in den Ph' ein. Daß dieses Faserbündel ein Intermand. ist und kein Teil des Protractors, geht daraus hervor, daß er einen eigenen Nervenast erhält.

Der Protr. hyoid. besteht aus drei verschiedenen Teilen. Einer hohen und tiefen Schicht und einem caudalen Kopf. Die caudale Portion (Ph'') entspringt vom Epihyale und vom angrenzenden Ceratohyale. Sie ist meist ein spindelförmiges Bündel und setzt bei *Bagrus*, *Amiurus* und *Synodontis* medial am Dentale, bei *Malapterurus* am Articulare an. Ph' hat ihren Ursprung vom ventralen Ceratohyale. Verhältnismäßig viele caudale Fasern der flachen Schicht strahlen in die gegenüberliegende Portion aus. Der Ansatz erfolgt am ventro-medialen Dentalerand. Meist wird dabei der Intermand. ventral verdeckt. Die Schicht Ph''' hat ihren Ursprung gemeinsam mit Ph'. Die Aufspaltung findet erst vor der Insertion statt, die dorsal von Ph' erfolgt.

B) Innervierung der Muskeln

Der motorische Nervenbezug der *Siluridae* weist prinzipiell große Übereinstimmungen auf. Es wäre daher müßig, die Trigeminusverhältnisse bei den einzelnen Arten getrennt zu beschreiben. Da ich von *Silurus* die meisten Tiere präparieren konnte, will ich sein Innervationsschema als Grundlage nehmen (Abb. 18). Die Beschreibung von *Silurus* ist schematisiert, weil bei den einzelnen Tieren

gewisse individuelle Abweichungen auftreten können. Sogar an den beiden Wangen desselben Tieres können die Verhältnisse differieren. Das hat auch W. Lubosch (1929) bei Vertretern aus den verschiedensten Fischgattungen gefunden.

Nn. C₁d: Diese umfassen die Nerven zu den Mm. lev. arc. pal. und dil. op. Der Ast zu diesen beiden Muskeln entspringt immer höher als alle anderen motorischen Äste, noch vor dem Austritt aus der

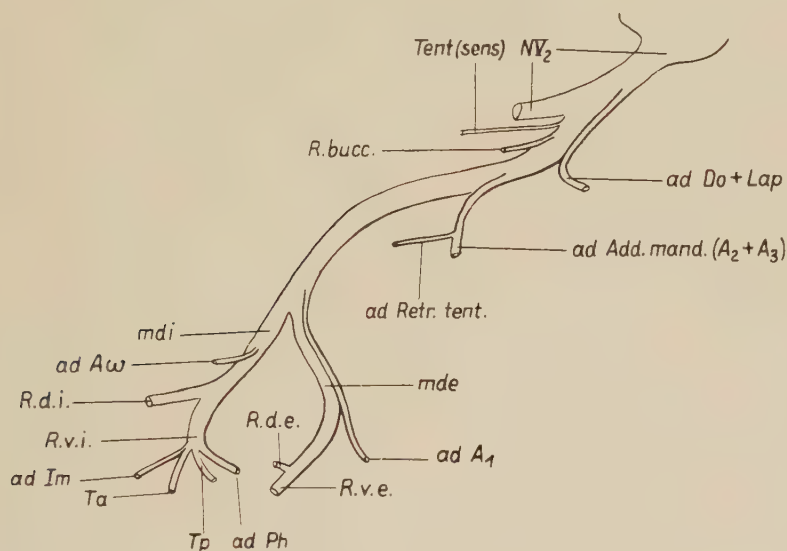


Abb. 18. *Silurus glanis*. Innervationsschema. Verhalten des Ramus mandibularis trig. (N. V₃).

Schädelhöhle, vom Truncus maxillo — mandibularis. Seine Fasern bleiben jedoch dem N. mandibularis (R. maxillaris inferior-NV₃) eng angeschlossen und lassen sich erst nahe der Stelle, an der sich der Trunc. max.-mand. in die Nn. maxillaris (R. maxillaris superior-NV₂) und mand. aufspaltet, sicher vom NV₃ trennen. Bald nach dem Austritt aus der Schädelhöhle, der durch das Prooticum erfolgt, teilt sich der Nervus ad Mm. lev. arc. pal. und dil. op. Ein caudales Ästchen dringt von medial in den Dil. op., ein rostrales, ebenfalls von innen, in den Lev. arc. pal. Der Ast zu diesen Muskeln zeigt bei den einzelnen Gattungen fast überhaupt keine Unterschiede in seinem Verhalten. Die Höhe des Abganges differiert gelegentlich.

Die beiden sensiblen Äste, die nach der Abzweigung der Nn. C₁d abgehen, zeigen Abweichungen in ihrem Verhalten. Bei *Silurus* entspringt der zur Tentakelbasis ziehende sensible Ast meist noch vor

der Aufspaltung des Trunc. max. mand. von diesem, während der Wangenast (R. buccalis) vom Dorsalrand des NV_3 abzweigt. Es können jedoch bei *Silurus* auch beide Äste von NV_3 abgehen. Diesen Zustand habe ich bei den anderen Gattungen gleichfalls häufig wiedergefunden. Allgemein sind diese beiden sensiblen Äste aber sehr variabel in ihrem Verhalten. Sie können sowohl vom NV_2 , als auch vom NV_3 abzweigen. Ihr Abgang ist jedoch der Verzweigung des Trunc. max. mand. immer sehr nahe.

Nn. add. mand.: Der proximale Ast zum Add. mand. verläßt die Ventralseite des NV_3 unmittelbar nach dessen Austritt aus der Schädelhöhle. Er dringt jedoch nicht gleich in den Muskel ein, sondern zieht noch etwas in rostro-ventraler Richtung weiter. Bevor er sich in die Zweige für A_2 und A_3 aufspaltet, entsendet er von seinem Vorderrand ein Ästchen, das meist horizontal rostrad läuft und von caudo-dorsal in den Retr. tent. einstrahlt. Dieses Ästchen kann bei den einzelnen Gattungen verschieden hoch vom Adduktorast abzweigen. Seine Abzweigung ist oft dem Stamm des NV_3 genähert, was den Verhältnissen des Nervenbezuges der Mm. praeorbitalis und lev. max. sup. der Selachier, bzw. der *Amia*, sehr ähnelt. Nur bei *Bagrus* entspringt der Ast für den Retr. tent. selbständig vom NV_3 , meist proximal des Adduktorastes, was wohl aus der dorsad verlagerten Muskelmasse des Tentakelmuskels erklärt werden kann.

Nach Abgabe des Retraktorästchens teilt sich der proximale Adduktorast. Meistens dringt der Ast für A_3 von lateral in den Muskel, während der für A_2 von medial her seine Portion versorgt. Die bei den verschiedenen Formen auftretenden Unterschiede im Faserbezug sind keineswegs so schwerwiegend, daß sie als prinzipielle Abweichungen aufgefaßt werden müssen. Je nach der unterschiedlichen Anordnung der Muskelmasse kann nämlich die motorische Innervierung etwas anders erfolgen. So dringt zum Beispiel der Adduktorast von *Silurus*, vor seiner Aufspaltung, von medial in die Portion A_3 (Abb. 3). Die Fasern für A_3 verlassen den Ast innerhalb des Muskels, während die für A_2 lateral durchbrechen (Abb. 2) und um den Vorderrand des Lev. arc. pal. herum ziehend (Abb. 1) A_2 von medial her versorgen.

Bei *Bagrus* erfolgt die Innervierung typisch, weil der N. mand. zwischen A_2 und A_3 durchzieht. Die motorischen Fasern für A_3 dringen also lateral, die für die Portionen A_2 medial ein. Bei *Amiurus* findet sich eine Ausnahme. Der gesamte M. add. mand. liegt nämlich lateral des NV_3 . Der Nervenbezug erfolgt daher ähnlich wie

bei *Silurus*. Auch bei *Synodontis* ist die Innervierung etwas abweichend. Hier dringt der Ast in den verschmolzenen Add. mand. von caudal ein (Abb. 13). Er spaltet sich intern in mediale und laterale Fädchen auf. Bei *Malapterurus* verhalten sich die Äste für A_2 und A_3 wiederum so, wie es oben als prinzipiell beschrieben wurde (Abb. 16).

Übereinstimmend ist also der Nervenbezug von A_2 , dessen Fädchen ausnahmslos von medial eindringen. Auch die Versorgung der Schicht A_3 erfolgt eindeutig von lateral, wobei der proximale Adduktorast vorerst von medial in diese Portion eindringt.

Eine Abweichung im Nervenbezug, die im Gegensatz zu den Verhältnissen bei allen anderen Formen steht, ist nun bei der Innervierung des Tentakelmuskels von *Bagrus* vorzufinden. Diese Ausnahme kann aber durch die Besonderheit des zugehörigen Muskels erklärt werden. Wie ich schon mitteilte, halte ich es für wahrscheinlich, daß der Retr. tent. von *Bagrus* sowohl Muskelfasern, wie auch Nervenfasern, nach dorsal verlagert und mit dem Material des Ext. tent. zu einem einheitlichen Muskel verschmolzen hat. Bei *Bagrus* sondert sich der motorische Trigemiusast für den Tentakelmuskel bereits innerhalb des Austrittskanals vom Trigemiusstamm und läuft ziemlich parallel mit dem Facialisast des Tentakelmuskels rostral. Beide Äste dringen von caudal in den Tentakelmuskel (Abb. 8, 9).

Hier sei gleich die Innervierung durch den N. fac. des Ext. tent. eingeschaltet. Diese erfolgt sehr konstant, wie auch die Lage dieses Muskels fast keine Abweichungen zeigt. Der Ext. tent. erscheint, seiner Lage nach, ausgesprochen als rostrale Abspaltung des Add. arc. pal. Auch den Nervenbezug teilen beide Muskeln, was wohl eine Bestätigung obiger Annahme sein könnte. Der dem N. facialis entstammende Ast für den Add. arc. pal. spaltet, meist noch vor dem Eindringen in diesen, ein Ästchen ab, das horizontal nach vorne zieht und von caudal in den Ext. tent. einstrahlt.

Nach dem Abgang des proximalen Adduktorastes zieht der NV_3 in rostro-ventraler Richtung zum Unterkiefer. Hier teilt er sich in den R. mand. externus und den R. mand. internus. Ersterer begibt sich auf die Außenfläche des Unterkiefers. Meistens geht nun von seiner Caudalseite ein feines Ästchen ab, das caudad zieht und von medial in den Add. mand. eintritt. Dieses Ästchen innerviert jene Portion, die ich als A_1 auffassen möchte. Es kann gleichfalls verschieden abzweigen. Während es an der rechten Wange eines Exemplares von *Silurus* von einer Schlinge des

R. mand. ext. entsprang, wies die linke Schädelhälfte den im Schema festgehaltenen Zustand auf. Einseitig habe ich bei *Bagrus* einen Abgang vom R. mand. internus, unmittelbar nach der Abzweigung des R. mand. ext., festgestellt. Ansonsten liefen die motorischen Fasern für A_1 meist caudal am R. mand. ext. und verließen ihn mehr oder minder hoch. Nur bei *Synodontis* entspringt der distale Adduktorast eindeutig vom R. mand. int. (Abb. 13), was allerdings durch die eigenartige Bauweise von Add. mand. und Unterkiefer bedingt sein könnte.

Ist ein M. intramandibularis ausgebildet, dann wird dieser von einem feinen motorischen Faden versorgt, der den R. mand. int. von dessen Medialseite verläßt. Der M. intramand. wird also von lateral versorgt, da der R. mand. int. zwischen ihm und dem Dentale durchzieht. Der Umstand, daß der R. mand. int. lateral von M. intramand. und der Cart. Meck. verläuft, weist auf einen phylogenetisch alten Zustand.

Nn. C_{1V} : Der R. mand. int. verläuft an der Innenseite des Unterkiefers. Er dringt zwischen der Cartilago Meckeli und dem Dentale zum unteren Rand des Unterkiefers vor und spaltet sich, wenn ein Intermandibularis ausgebildet ist, in vier ziemlich gleichwertige Äste auf. Der feinste, rostralste Ast innerviert den Intermand. Die beiden folgenden versorgen jeweils die Unterkieferbarteln mit sensiblen Fasern und der caudalste, stärkste Ast versorgt motorisch den Protr. hyoid. Er gibt caudale Fasern an Ph'' , rostrale solche an Ph' und Ph''' ab. An dieser Stelle muß noch hinzugefügt werden, daß die Schichten des Protractor hyoid. von caudal her durch Fasern des R. hyoid. fac. versorgt werden, die in den Protr. hyoid. und den Hyohyoideus an deren Ursprüngen in diese Muskeln eindringen.

III Homologisierung der Siluridenmuskulatur

Wie bereits hervorgehoben wurde, nimmt die Trigemini-muskulatur der Welse durch die praeorbitale Portion des Retractor tentaculi innerhalb der Knochenfische eine eigene Stellung ein. Im folgenden Abschnitt wird nun versucht werden, diese morphologisch zu interpretieren. Die bisher verwendete Einteilung der Muskelbeschreibung, von dorsal nach ventral, wird auch im folgenden Kapitel beibehalten. Zuerst erfolgt jeweils eine Vergleichung mit den Selachiern, mit *Amia* und mit *Polypterus*, hernach wird versucht, die gefundenen Verhältnisse in den Teleosteerbauplan einzuordnen.

1. Dorsale Muskeln (*Levator arcus palatini*, *Dilatator operculi*): Der *Lev. arc. pal.* und der *Dil. opere.* sind dem *Constrictor I dorsalis* der Selachier homolog. Auch die Vergleichung mit den gleichbenannten Muskeln von *Amia*, *Polypterus* und den Teleosteen ist wohl kaum anzuzweifeln, da Lage und Nervenbezug prinzipiell übereinstimmen.

2. Bartelmuskeln (*Retractor tentaculi*, *Extensor tentaculi*): Eine Hauptaufgabe war die Klärung des Problems der praeorbitalen Muskeln bzw. das der Tentakelmuskulatur der *Siluridae*. Für die Welse sei hiermit endgültig die Abstammung des *Retr. tent.* vom *Add. mand.* festgehalten. Es spricht sowohl die Lage als auch die Innervierung für diese Auffassung. Bei einigen Formen sind die Ursprungsfasern des *Retr. tent.* von denen des *Add. mand.* kaum zu trennen. Der den *Retr. tent.* versorgende Nerv ist dem proximalen Adduktorast stets eng angeschlossen.

Anschließend an obiges Ergebnis möchte ich den *M. praeorbitalis* der Selachier wie Luther (1908), als Abkömmling des *Add. mand.* auffassen, weil besonders der Nervenbezug große Übereinstimmung aufweist. Auch die Portionen des *Lev. max. sup.* von *Amia* sind darnach wahrscheinlich als Derivate des *Add. mand.* anzusehen (Luther 1913; Edgeworth 1928), weil die Innervation der des *M. praeorb.* der Selachier, und der des *Retr. tent.* der *Siluridae* nicht unähnlich ist. Die Vergleichung der Lms-Portionen mit dem dorsalen *Constrictorbezirk* (Allis 1897) könnte eigentlich durch den Larvenbefund des gleichen Autors widerlegt werden, weil embryonal diese Portionen als Fortsetzung des *Add. mand.* erscheinen. Lubosch (1929, S. 177) weist auf die Ähnlichkeit der embryonalen Lage der Lms 3 + 4 Portionen von *Amia*, mit der des *Retr. tent.* von Siluriden und ähnlichen Muskelteilen von *Plectognathen* hin. Seiner Auffassung, daß es sich um alte Elemente handle, die bei „Siluriden und *Plectognathen* in mehr ursprünglicher Form erhalten geblieben“ (S. 177) sind, möchte ich zustimmen.

Der *Retr. tent.* muß also auf einen phylogenetisch frühen Zustand zurückgeführt werden. Eine Homologisierung mit dem *M. praeorbitalis* der Selachier, bzw. mit den *Lev. max. sup.*-Portionen von *Amia*, ist wohl nicht linear vorzunehmen. Wahrscheinlich sind alle Portionen dem praeorbitalen Element einer Ausgangsform homolog. Von dieser Form haben dann die *Siluridae* den Zustand wenig verändert übernommen, während bei *Amia*, und möglicherweise auch bei den Selachiern, der Muskel seine Verhältnisse etwas geändert

hat. Sämtliche Portionen sind aber wohl auf den Add. mand., also den medialen Constrictorteil, zurückzuführen.

Einen Vergleich des Siluridenretraktors mit den lageähnlichen Elementen der Plectognathen möchte ich nicht vornehmen, weil Lubosch (1929, S. 150) die Innervierung des M. retr. maxillae aus dem NV₂ angibt. Bei einigen Formen (S. 151 — *Ostracion*, *Acanthurus nigrofuscus*) fand er eine Doppelinnervation durch NV₂ und NV₃, was schon eher auf eine Verwandtschaft des M. retr. max. der Plectognathen mit dem Retr. tent. der *Siluridae* deuten würde.

Hier sei kurz der vom N. fac. innervierte Ext. tent. der *Siluridae* eingebaut. Dieser Muskel erscheint als Abspaltung vom Add. arc. pal. und teilt auch den Nervenast mit diesem. Als Grund seiner Trennung vom Add. arc. pal. kann wohl seine antagonistische Wirkung zum Retr. tent. angesehen werden. Lubosch schreibt: „Daß rostrale Teile des M. add. arc. pal. selbständig werden, lehren die Befunde von *Monacanthus* und *Acanthurus*, deren rostrale Muskeln wir als Homologen der Extensoren von *Silurus* ansehen dürfen“ (Lubosch 1929, S. 205).

3. Adductor mandibulae (A₁₋₃, M. intramandibularis): In der Literatur wurde bisher den Welsen eine Portion A₁ abgesprochen und die *Siluridae* wurden deshalb als Anschlußglied an *Amia* aufgefaßt (Lubosch 1929). Diese Beurteilung erfolgte im Anschluß an Dietz (1914), der von der Portion A₁ forderte, daß sie in Beziehung zum Maxillare stehen müsse. Oben wurde bereits die ventralste Adduktorportion der *Siluridae* als A₁ bezeichnet, und nun sei begründet, warum ich diese Portion mit A₁ von anderen Teleostern vergleichen möchte, obwohl dieser Muskelkopf keine Insertion am Maxillare besitzt. Der in Frage stehende Adduktorteil wird nämlich, im Gegensatz zu A₂ und A₃, die von einem mehr proximal vom NV₃ abzweigenden Ast versorgt werden, von einem Zweig innerviert, der entweder weit distal vom NV₃ entspringt oder vom R. mand. ext. trig. abgeht. Da ich für die Portionen A₁ α und A₁ β von *Cyprinus carpio* gleichfalls eine eigene, mehr distal erfolgende Innervierung gefunden habe, diese Köpfe aber mit langen Sehnen am Maxillare ansetzen, bis auf die Insertion also mit der ventralen Adduktorportion der *Siluridae* übereinstimmen, möchte ich beide Portionen einander gleichsetzen.

Der Innervierung zufolge halte ich also den Add. mand. der Teleosteer prinzipiell für dreigeteilt. A₃ ist die Schicht, deren Nerven proximal vom NV₃ abgehen und von lateral in den Muskel ein-

dringen. A_2 wird gleichfalls von dem proximalen Ast versorgt, doch erfolgt der Nervenbezug von medial. Der zu A_1 tretende Ast entspringt selbständig und weiter distal. Er dringt von medial in die Portion ein.

Die drei charakteristischen Schichten des Add. mand. sind im Ursprung meist nicht zu trennen. Sie divergieren in den häufigsten Fällen erst vor ihrer Insertion. Doch habe ich auch bei sehr später, und sogar schwer erkennbarer Trennung, stets obigen Nervenbezug festgestellt. *)

Die soeben beschriebenen Portionen des Add. mand. sind alle der dorsalen Adduktorportion der Selachier homolog. In welchem Zusammenhang sie zu den beiden Schichten von *Amia* stehen, möchte ich nicht bindend behaupten, weil ich es für durchaus möglich erachte, daß, bei Berücksichtigung der Innervierung, auch bei *Amia* eine Schicht A_1 zu finden sein könnte. Der Arbeit von Allis konnte ich aber nicht entnehmen, ob etwas derartiges zutrefte, weil dieser die beiden großen Adduktorschichten nach der Insertion als A_2 und A_3 bezeichnet hat. A_1 fehlt daher nach Allis (1897) bei *Amia*. Die drei Adduktorportionen von *Polypterus* können wahrscheinlich den Portionen A_{1-3} der Teleostee gleichgesetzt werden, weil der Nervenbezug übereinstimmt. Der Masseter (Add. mand. externus-Luther) wäre demnach der Portion A_1 , der Temporalis A_2 und der Pterygoideus A_3 vergleichbar. Auch die Fortsetzung der beiden letzten Portionen in einen rudimentären M. intramandibularis würde für obige Vergleichung sprechen.

Dem M. intramandibularis der *Siluridae* sind wohl sämtliche gleichbenannten Muskeln von *Amia*, *Polypterus* und den Teleo-

*) Doz. Hofer wies mich auf Folgendes hin: Das Maxillare ist ursprünglich ein zahntragender, dem Koppanzer festeingefügter Knochen, dessen Caudalende erst sekundär im Zusammenhang mit der Splanchnokinetik aus dem Koppanzer herausgelöst wird. Erst dann ist die Vorraussetzung gegeben, daß ein beweglicher Maxillarapparat ausgebildet werden kann, bei dem das Maxillare zum Hebel für das Praemaxillare wird. Ist ein solcher Maxillarapparat vorhanden, dann erst ist eine Steuerung der Bewegungen des Maxillare durch einen Muskel nötig. Demnach ist sowohl das Vorhandensein eines Maxillarapparates, als auch eines am Maxillare ansetzenden Adduktor-Teiles als sekundärer Zustand aufzufassen. Nach dieser Auffassung kann das Vorhandensein oder Fehlen eines A_1 nicht nach einem Maxillaranatz desselben entschieden werden, sondern nur nach der Innervierung. Die geschilderte Ansicht stimmt mit der von mir vertretenen überein. (Vgl. dazu van Dobben (1937); Hofer (1938, 1945, 1948) und Lubosch (1929).

steern homolog. Da die Innervation durch ein eigenes, distales Ästchen, der Ursprung von der Zwischensehne des Add. mand. und der Ansatz an der Cart. Meck., dem rudimentären Unterkiefer der Haie, eine Wiederholung der Verhältnisse der ventralen Adduktorportion der Selachier darstellt, möchte ich den M. intramand. obiger Formen mit diesem Adduktorteil homologisieren.

4. Ventrale Muskeln (M. intermandibularis, Protr. hyoidi): Eindeutig zu homologisieren ist der M. intermand., der wohl den gleichbenannten Muskeln der Selachier, der *Amia*, des *Polypterus* und der Teleosteer unmittelbar vergleichbar ist. Auch bei der Vergleichung des vom N. fac. innervierten M. hyo-hyoideus treten keine Schwierigkeiten auf. Dieser Muskel kann gleichfalls als Homologon anderer Mm. hyo-hyoid. aufgefaßt werden.

Wesentlich schwieriger jedoch wäre eine Homologisierung des Protr. hyoid. der *Siluridae*, besonders wenn man für die einzelnen Bestandteile jeweils vergleichbare Elemente aufsuchen wollte. Ich möchte daher nicht versuchen, die verschiedenen Schichten, bzw. Köpfe, des Protr. hyoid. der Welse einzeln zu vergleichen. Sicher ist, daß alle Portionen des Protr. hyoid. den Mm. Protr. hyoid. anderer Formen, sowohl Selachiern, *Amia* und *Polypterus*, wie auch Teleosteen, homolog sind. Für alle Protraktorportionen der Welse habe ich übereinstimmend die allgemein für Mm. protr. hyoid. feststellbare Innervierung durch die Nn. trig. und fac. gefunden.

IV Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Als gesichert kann wohl die Auffassung gelten, daß der Retractor tentaculi ein Abkömmling des Adductor mandibulae ist. Gleichfalls sicher ist die Abspaltung des vom N. facialis innervierten Retraktorantagonisten, des Extensor tentaculi, vom Adductor arcus palatini.
2. Die Homologisierung des M. intramandibularis mit der ventralen Adduktorportion der Selachier ist wohl kaum mehr anzufechten.
3. Nach der Innervierung ist der Adductor mandibulae der Teleosteer dreiteilig. Die Annahme meiner Einteilung würde eine eindeutige Homologisierung der Adduktorportionen der Knochenfische ermöglichen.
4. Der für die Welse aufgefundene, prinzipiell übereinstimmende motorische Nervenbezug könnte für künftige Untersuchungen an der Trigemini-muskulatur der Fische richtunggebend sein.

V Schrifttum

Allis, E. P.: The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. J. Morph. **12** (1897). — Allis, E. P.: The cranial anatomy of *Polypterus* with special references to *Polypterus bichir*. J. Anat. **56** (1922). — Dietz, P. A.: Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. Teil I. Mitt. Zool. Stat. Neapel **22** (1914). — Dobben, W. H. van: Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Arch. Néerland. de Zool. **2** (1937). — Hofer, H.: Bau und Mechanik des Schädels von *Zeus pungio*. Zool. Jahrb. (Anat. Ontog.) **64** (1938). — Hofer, H.: Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und deren Zusammenhänge mit dem Bau des knöchernen Gaumens und mit der Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. Zool. Jahrb. (Anat. Ontog.) **69** (1945). — Hofer, H.: Die Gaumenlücken der Vögel. Acta Zool. (Stockholm) **30** (1949). — Höller, P.: Funktionelle Analyse des Hechtschädels. Morph. Jahrb. **76** (1935). — Holmquist, O.: Studien in der von den Nn. Trigemius-Facialis innervierten Muskulatur der Knochenfische. Lunds Universitets Arskrift NF. Afd. 2, Bd. **7**, 1911. — Holmquist, O.: Zur vergleichenden Morphologie der Mm. intermandibularis, protractor hyoidei und hyohyoideus. ibid. 1911. — Juge, M.: Recherches sur les nerfs et la musculature céphalique de *Silurus glanis*. Rev. suisse Zool. **6** (1899). — Lubosch, W.: Die Kaumuskeln der Teleosteer. Morph. Jahrb. **61** (1929). — Luther, A.: Untersuchungen über die vom N. trigemius innervierte Muskulatur der Selachier. Acta soc. sci. fenn. (Helsingfors) **36** (1908). — Luther, A.: Über die vom Trigemius versorgte Muskulatur der Ganoiden und Dipneusten. Ibidem **41** (1913). — Mc Murrich, J. P.: The myology of *Amiurus catus*. Proc. Canad. Inst. Toronto **2** (1884). — Pollard, H. B.: On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zool. Jahrb. (Anat. Ontog.) **5** (1892). — Rauther, M.: Muskulatur. 4. Kap. aus Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreiches“ 6/I/2/1. — Rauther, M.: Das Tierreich. IV. Die Fische. Sammlung Götschen (1907). — Sewertzoff, A. W.: Die Morphologie des Visceralapparates der Elasmobranchier. Anat. Anz. **56** (1923). — Vetter, B.: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. 1. Teil. Jenaische Z. f. Naturw. **8** (1874). 2. Teil. Ibid. **12** (1878).

VI Erklärung der verwendeten Abkürzungen (Synonyma):

a) Muskelbezeichnungen

Am = M. adductor mandibulae
 A_{1—3} = Portionen des Add. mand.
 A_ω = M. Intramandibularis
 Aap = Add. arcus palatini
 Do = Dilatator operculi
 Et = Extensor tentaculi
 Etr = E. t. rostralis
 Ete = E. t. caudalis
 Hhy = Hyo-hyoideus
 Lap = Levator arcus palatini
 Ph = Protractor hyoidei (Genio-hyoideus autt.)
 Rt = Retractor tentaculi
 i = Ansatz (Insertion)
 t = Sehne (Tens)
 Lp = Ligamentum primordiale
 Im = Intermantibularis
 Lo = Levator operculi
 Tm = Tentakelmuskel (*Bagrus*)
 o = Ursprung (Origo)
 Lrt = Ligamentum (Retr. tent.)

b) Nervenbezeichnungen:

V = Nervus trigeminus
 V₁ = N. ophthalmicus (superficialis)
 tent V₃ (sens) = sensibler V₃ zur Bartelbasis
 V₂ = N. maxillaris (R. max. superior)
 V₂ (Tent) = sens. Ast zur Bartel
 V₃ = N. mandibularis (R. max. inf.)
 mde V₃ = R. mand. externus trig.
 Rde = R. dorsalis des externus trig.
 Rve = R. ventralis des externus trig.
 mdi V₃ = R. mand. internus trig.
 Rdi = R. dorsalis des internus trig.
 Rvi = R. ventralis des internus trig.
 R. bucc = R. buccalis des V₃
 R. ad ... = R. zu ... (Muskel)
 Ta = R. für Tent. anterior
 Tp = R. für Tent. posterior
 VII = N. facialis
 hy VII = R. hyoideus fac.

mdi VII = R. mand. internus fac.
 mde VII = R. m. externus fac.

c) Knochenbezeichnungen:

Anto = Antorbitale
 Art = Articulare
 Circ. = Circumorbitalia (Infra-orbitalia)
 c. M. = cartilago Meckeli
 Dent = Dentale
 Ehy = Epihyale
 Eth = Ethmoidknorpel
 Fr = Frontale
 Hmd = Hyomandibulare
 (cr = Crista)
 era = Cr. für den Add. mand.
 crl = Cr. für den Lev. arc. pal.
 Iop = Interoperculum
 Lsph = Laterosphenoid (Alisphen.)
 Mpt = Metapterygoid
 Mx = Maxillare
 Nas = Nasale
 Op = Operculum
 Osph = Orbitosphenoid
 Pa = Parietale
 Pal = Palatinum
 Pfr = Postfrontale (Sphenoticum)
 Pmx = Praemaxillare (Intermax.)
 Pop = Praeoperculum
 Prfr = Praefrontale (Ethmoidea lateralia)
 Psph = Parasphenoid (= basale)
 Pto = Pteroticum (Squamosum)
 Qd = Quadratum
 Rad. br. = Radii branchiostegii
 Tent. = Maxillartentakel
 Ta = Tent. anterior (vordere Mandibularbartel)
 Tp = Tent. posterior (hintere Mandibularbartel)
 Vom = Vomer
 Ffr = Fissura frontalis
 Ffra = F. fr. anterior
 Ffrp = F. fr. posterior

*Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung
in Gießen (Prof. Spatz) und dem Edinger-Institut der Universität Frankfurt
(Prof. Krücke)*

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen

I. Hirnform, palaeo-neocortikale Grenze und relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche¹

Von

Heinz Stephan, Gießen

mit 6 Textabbildungen

I	Einleitung	77
II	Material	79
III	Hirnform	81
IV	Palaeo-neocortikale Grenze	102
V	Cortexmessungen	111
VI	Ergebnisse	118
VII	Schrifttum	120

I Einleitung

Das Studium von Gehirn, Endocranialausguß und Schädel unter phylogenetischen Gesichtspunkten ist einer der zentralen Programmpunkte unseres Institutes (Spatz, 1949, 1950; Diepen, 1948; Hofer, 1953, 1954; Schuchardt, 1951, 1952; Simon, 1954). Auch die vorliegenden Untersuchungen an Insektivorengehirnen sind ein Beitrag zu diesem Problem. Die Beantwortung phylogenetischer Fragen tritt aber vorerst noch in den Hintergrund. Hier sollen zunächst die Grundlagen für den Vergleich einiger Hirnmerkmale unter phylogenetischen Gesichtspunkten geschaffen werden.

¹ Die Arbeit entstand mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Herrn Professor Spatz, der mich zu dieser Arbeit anregte, danke ich für Rat und Hilfe.

Zur Untersuchung phylogenetischer Abwandlungen des Gehirns müssen wir, abgesehen vom Studium der Hirnform an Steinkernen und künstlichen Ausgüssen fossiler Endokranien, rezent Material heranziehen. Das Studium phylogenetischer Probleme an rezentem Material ist möglich, weil viele „primitive oder wenig differenzierte Stämme persistieren“ (Hofer, 1953, S. 568), also als Primitivtypen bis in die Gegenwart hineinragen. Diese können nach Hofer „zur kritischen Interpretation phylogenetischer Frühzustände herangezogen werden“. Hofer hat das im einzelnen bei den Beuteltieren dargestellt. Die Verhältnisse bei den plazentalen Säugetieren liegen ganz ähnlich. Es kann als sicher gelten, daß sich alle höheren Plazentalier von Insektivoren ableiten, und viele der rezenten Insektivoren haben in entscheidenden Merkmalen einen durchaus primitiven Charakter beibehalten. Das gilt auch für das Gehirn. So können ohne größere Fehler die Gehirne von rezenten Insektivoren mit jenen anderer Plazentalier verglichen werden, um auf Veränderungen in der Phylogenese rückzuschließen. Vor allem bietet sich der Vergleich der Erinaceiden mit den Primaten an, da nach Simpson (1945) diese Formen wahrscheinlich eine gemeinsame Wurzel in den ausgestorbenen Leptictiden haben. Von dieser Wurzel haben sich die rezenten Erinaceiden (von den einheimischen Insektivoren gehört hierher der Igel, *Erinaceus europaeus*) nur sehr wenig, die höheren Primaten dagegen in vielen Merkmalen sehr weit entfernt.¹ Ähnliche Einzelheiten über den Ursprung der übrigen Plazentalier sind nicht bekannt. Da sie jedoch ebenfalls in Insektivoren wurzeln, müssen wir für die zu vergleichenden Merkmale möglichst die ganze Breite der Abwandlungsmöglichkeiten bei Insektivoren erfassen. Dieses Ziel konnte wegen der schwierigen Materialbeschaffung in der vorliegenden Arbeit noch nicht erreicht werden. Da jedoch vorläufig keine Möglichkeit besteht, das Material um wesentliche Formen zu erweitern, sollen die Ergebnisse nunmehr vorgelegt werden. Vorliegender Bericht ist ein Ausschnitt aus einem umfassenderen Programm. Er soll, wie schon angedeutet, die Grundlagen für einen Vergleich der Insektivorengehirne mit anderen Plazentaliergehirnen bilden.

¹ Auch die rezenten Insektivoren zeigen zu den Primaten hin fließende Übergänge. So ist die Zuordnung der Tupajidae noch immer umstritten (Simpson, 1945; Remane, 1954). Die phylogenetische Entwicklung von den + Leptictiden zu den Primaten mag über Tupaja — ähnliche Formen gegangen sein.

Im Mittelpunkt dieser Studie steht die palaeo-neocortikale Grenze. Diese ist bei den meisten Gehirnen durch eine *Fissura palaeo-neocorticalis* (F. rhinalis) gekennzeichnet, so genannt von Spatz (1949) wegen ihrer Grenzlage zwischen dem entwicklungs-geschichtlich früheren Palaeocortex und dem späteren Neocortex¹. Es soll untersucht werden, wie eng bei Insektivoren die Beziehungen zwischen der palaeo- neocortikalen Grenze und dieser Furche sind und inwieweit sich aus der Lage dieser Furche Rückschlüsse auf die relative Zusammensetzung des Cortex aus Palaeo- und Neocortex ziehen lassen. Die relative Größe des Neocortex wird häufig als Ausdruck der Differenzierungshöhe eines Gehirns gewertet. Ob solche Wertung uneingeschränkt gerechtfertigt ist, soll geprüft werden.

II Material

Untersucht wurden Vertreter aller in Deutschland heimischen Insektivorengattungen. Von den acht von Simpson (1945) angegebenen Familien kommen Vertreter von drei Familien in Deutschland vor, und zwar Igel (Erinaceidae), Spitzmäuse (Soricidae) und Maulwürfe (Talpidae). Nur bei den Spitzmäusen sind mehrere Gattungen vertreten, und zwar *Sorex*, *Crocidura* und *Neomys*, die beiden ersten mit je drei Arten, letztere mit nur einer, der Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens*. Eine Übersicht über das zur Verfügung stehende Material gibt die Tabelle 1.

Tabelle 1

Art	Anzahl der Gehirne	Anzahl der Frontal- schnittserien
Igel (<i>Erinaceus europaeus</i>)	14	3
Maulwurf (<i>Talpa europaea</i>)	8	3
Wasserspitzmaus (<i>Neomys fodiens</i>)	3	3
Waldspitzmaus (<i>Sorex araneus</i>)	33	5
Zwergspitzmaus (<i>Sorex minutus</i>)	7	2
Hausspitzmaus (<i>Crocidura russula</i>)	2	2
Feldspitzmaus (<i>Crocidura leucodon</i>)	1	—

¹ Gebräuchlich sind auch die Bezeichnungen Isocortex und Allocortex (Vogt), wobei der Isocortex dem Neocortex und der Allocortex dem Palaeocortex + Archicortex entspricht.

Die Tiere wurden teils in Schleswig-Holstein, in der Umgebung von Kiel, teils in Hessen, in der Umgebung von Gießen in freier Wildbahn gefangen.

Während über die Gehirne von Igel, Maulwurf und Waldspitzmaus bereits eine größere Anzahl von Veröffentlichungen vorliegt, ist über Gehirne von Vertretern der Gattung *Crocidura* nur sehr wenig und über solche von Zwerg- und Wasserspitzmaus meines Wissens noch gar nichts bekannt. Aber gerade diese Formen beanspruchen in mancher Hinsicht besonderes Interesse, weil die Zwergspitzmaus eines der kleinsten überhaupt lebenden Säugetiere ist und die Wasserspitzmaus sich als eine spezialisierte, weitgehend an das Wasserleben angepaßte Form erweist.

Verzeichnis der Abkürzungen

A. m.	Aquaeductus mesencephali	Lam. term.	Lamina terminalis
Am.	Mandelkernkomplex	L. pyr.	Lobus pyriformis
B. ol.	Bulbus olfactorius	Mesenc.	Mesencephalon
C. c.	Colliculus caudalis	N. II.	Nervus opticus
Ce.	Corpus callosum	N. V.	Nervus trigeminus
Ch. II.	Chiasma fasciculorum opticorum	N. VII	Nervus facialis
C. m.	Corpus mammillare	N. VIII	Nervus octavus
Co. c.	Commissura caudalis	Neoc.	Neocortex
Co. h.	Commissura habenularum	Obl.	Medulla oblongata
Co. r.	Commissura rostralis	Palaeoc.	Palaeocortex
C. qu.	Corpora quadrigemina	p.-n.-Grenze	palaeo-neocorticale Grenze
C. r.	Colliculus rostralis	Prpy.	Regio praepyriformis
Diag.	Regio diagonalis	Sept.	Septum pellucidum
Dienc.	Diencephalon	S. o.	Sulcus orbitalis
Ep.	Epiphyse	Str.	Striatum
Fl.	Flocculus	Telenc.	Telencephalon
F. p.-n.	Fissura palaeo-neocorticalis	Th.	Thalamus
Fx	Fornix	T. ol.	Tuberculum olfactorium
G. r.	Gefäßrinne	Tr. ol. lat.	Tractus olfactorius lateralis
Hyp.	Hypophyse	Tt.	Taenia tecta
Hyth.	Hypothalamus	V. III.	Ventriculus tertius
Lam. tect.	Lamina tectoria	V. IV.	Ventriculus quartus

III Hirnform

Bei einer Durchsicht der vergleichend-anatomischen Literatur bezüglich der Gehirne von Insektivoren fällt die außerordentliche Armut an guten Abbildungen auf. Dies mag zum Teil an der geringen Größe der Gehirne liegen, die besonders bei Medialansichten eine genaue Darstellung sehr erschwert. Es erscheint uns aus diesem und den folgenden Gründen sehr wohl berechtigt, einige Insektivorengehirne erneut vergleichend-anatomisch zu betrachten, weil 1. die alten Arbeiten häufig sehr schwer oder gar nicht mehr zugänglich sind, 2. neue Formen in den Vergleich einbezogen werden und 3. neue Fragestellungen vorliegen.

Als grundlegende Arbeiten über die Gehirne von Insektivoren möchten wir folgende anführen:

1. Ganser	1882	Maulwurf
2. Ziehen	1897	Igel, Maulwurf, Waldspitzmaus im Vergleich zu Monotremen und Marsupialiern
3. Flatau und Jacobsohn...	1899	Igel
4. Elliot Smith	1900/03, 1902	Igel
5. Ärnäck-Christie-Linde..	1900, 1907	Waldspitzmaus
6. Leche	1905	diverse Arten
7. Haller.....	1906	Igel
8. Le Gros Clark	1932	viele Formen

Nicht erreichbar war mir eine Arbeit von Flower (1867), die nach Haller (1906) eine gute Abbildung eines medianen Sagittalschnittes vom Igelgehirn enthalten soll.

Die Hirne von Zwerg- und Waldspitzmaus ähneln sich in der Form so vollkommen, daß ich mich in der folgenden Formbeschreibung auf das größere Waldspitzmausgehirn beschränken kann.

Die Beziehung des Gehirns zur Endocranialwand, die von Simon (1954) für den Igel bereits dargelegt worden sind, sollen für die übrigen Insektivoren gesondert mitgeteilt werden.

Ansicht von oben, Dorsalansicht¹ (Abb. 1)

Von den hier interessierenden Gattungen bildet Leche die Konvexität des Gehirns einer *Crocidura* unbekannter Spezies und des Igels ab, Ärnäck-Christie-Linde der Waldspitzmaus, Ganser des Maulwurfs und Le Gros Clark einer *Crocidura coerulea*².

Die Gehirne der Spitzmäuse sind kreisrund, während Igel und Maulwurf länglich ovale Gehirne haben, wobei das des Igels noch etwas gestreckter erscheint. Diese gestrecktere Form des Igelgehirns beruht im wesentlichen auf der ausgeprägten Hintereinanderordnung der Hirnteile. Teile des Mittelhirndachs liegen frei, und auch das Kleinhirn wird nicht vom Großhirn überlagert, liegt diesem aber dicht an³. Bei den übrigen untersuchten Formen sind das Mittelhirndach und seitlich auch die rostralen Kleinhirnteile überdeckt⁴. Wir möchten die abweichenden Verhältnisse im Igelhirn mit der ausgesprochen starken Entwicklung des Lobus pyriformis einerseits und der sehr schwachen Ausprägung des Neocortex andererseits in Verbindung bringen. Besonders in Lateralansichten (Abb. 2) kommt zum Ausdruck, daß der sehr tief liegende, vom Lobus pyriformis gebildete Hemisphärenpol das Kleinhirn gewissermaßen blockiert oder es sogar nach hinten abdrängt. Dadurch ist ein dorsaler Kontakt zwischen Neocortex und Kleinhirn nicht möglich und das

¹ Richtiger wären die Bezeichnungen Parietalansicht — (von Os parietale = Scheitelbein) — oder Vertikalansicht — (von Vertex = Scheitel) — die vor allem dann zweckmäßig sind, wenn Hirnachse und Rückenmarksachse normalerweise gegeneinander gewinkelt sind. Da dies hier nicht oder nur wenig der Fall ist, werden wir den gebräuchlicheren Ausdruck „Dorsalansicht“ verwenden.

² Diese in Asien und Afrika vorkommende Graue Moschusspitzmaus gehört jedoch zu den Dickschwanz-Spitzmäusen, die nach Simpson (1945) eine eigene Gattung (*Suncus*) bilden.

³ Wir stimmen hierin mit Flatau und Jacobsohn überein, während die von Leche gegebene Dorsalansicht des Igelgehirns für ausgewachsene Igel nicht zutrifft. In dieser Abbildung klafft zwischen Groß- und Kleinhirnhemisphäre eine breite Lücke, die möglicherweise auf eine Zerrung des frischen Gehirns bei der Präparation zurückzuführen ist, oder aber es wurde das Gehirn eines nicht ausgewachsenen Tieres dargestellt. Eigene Befunde an wenige Wochen alten Tieren stimmen mit der Darstellung von Leche überein.

⁴ Wie weit auch das Kleinhirn an der Überlagerung des Mittelhirns beteiligt ist, wird sich an Medialansichten (Abb. 4) entscheiden lassen.

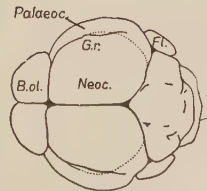
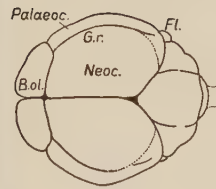
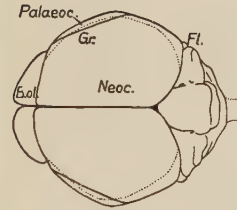
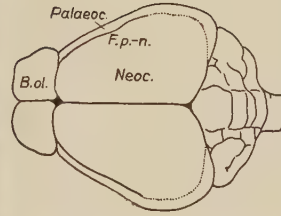
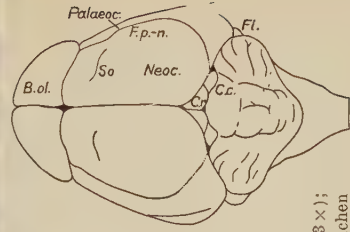
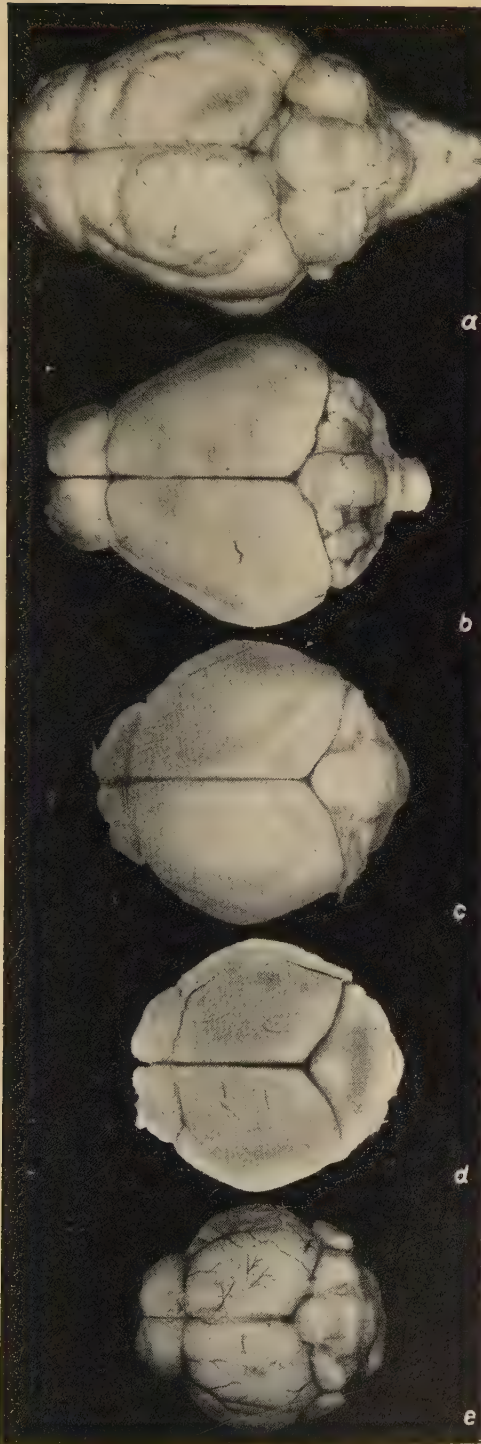


Abb. 1. Insektivorengehirne in der Ansicht von oben. a = Igel (2 \times vergr.); b = Maulwurf (2,5 \times); c = Wasserspitzmaus (3 \times); d = Waldspitzmaus (3,5 \times); e = Hausspitzmaus (3,5 \times). Die Vergrößerungen konnten auf Grund der sehr unterschiedlichen Größe der Gehirne nicht einheitlich gestaltet werden. Strichzeichnungen in $\frac{3}{4}$ der Größe der fotografischen Abbildungen.

Mittelhirn bleibt frei sichtbar. Bei den übrigen Formen tritt der Lobus pyriformis viel weniger stark hervor (besonders Abb. 2), und das Kleinhirn gewinnt innigeren Kontakt mit dem Großhirn. Die Großhirnhemisphären selbst sind bei den verschiedenen Formen von sehr unterschiedlicher Gestalt. Übereinstimmend liegt der Caudalpol außerordentlich weit von der Medianen entfernt (etwa $\frac{2}{3}$ der Hemisphärenbreite). Diese Tatsache hängt zweifellos mit der bei allen Insektivoren starken Ausbildung der allocortikalen Rindenteile zusammen. Die größte Hirnbreite liegt beim Igel im letzten Hemisphärendrittel, bei Wald- und Wasserspitzmaus in der Mitte der Hemisphären. Maulwurf und Hausspitzmaus nehmen Zwischenstellungen ein. Die unterschiedlichen Hemisphärenformen werden hauptsächlich von diesem Merkmal und von der relativen Hemisphärenlänge geprägt. So könnte man die Hemisphären der Spitzmäuse als rhombisch oder rhomboidisch bezeichnen, die von Igel und Maulwurf als mehr keilförmig, wobei der rostrale Hemisphärenabschnitt die stumpfe Spitze des Keiles bildet. Der Bulbus olfactorius ist bei allen Insektivoren mächtig entwickelt, sitzt den Großhirnhemisphären in seiner ganzen Breite vorne an und überragt sie nach rostral erheblich. Bei der Wasserspitzmaus erscheint er relativ geringer entwickelt. Deutlich gegen die Hemisphären abgesetzt erscheint er beim Maulwurf und bei der Hausspitzmaus, während er beim Igel und bei der Wasserspitzmaus einen glatteren Übergang in die Hemisphären zeigt. Bei der Waldspitzmaus ist er förmlich in eine Aussparung der Hemisphären eingepaßt, so daß dieses Gehirn die Gesamtform eines rundlichen Schildes bekommt. Alle Bulbi sind oben glatt, d. h., Riechnervenfasern treten nur von rostro-basal ein. Von der hinteren Bulbusgrenze verläuft, in ganzer Ausdehnung sichtbar bei Igel und Maulwurf, lateral eine deutliche Furche nach caudal. Es ist dies die Fissura palaeo-neocorticalis (F. rhinalis). Diese biegt beim Igel im caudalen Hemisphärendrittel nach medial ein, um kurz vorm Erreichen des Hemisphärenrandes zu verflachen oder ganz zu verstreichen. Beim Maulwurf verschwindet diese Furche bereits gegen Ende des mittleren Hemisphärendrittels. Diese als palaeo-neocortikale Grenze so wichtige Furche fehlt bei den Spitzmausgehirnen¹. Die laterale Neocortexgrenze ist somit bei den

¹ Ärnäck-Christie-Linde bezeichnet einen lateral gelegenen Eindruck als Fissura rhinalis. Wir werden noch zeigen, daß es sich hier um einen Gefäßabdruck handelt, der streckenweise mit der palaeo-neocortikalen Grenze übereinstimmen kann.

Spitzmäusen makroskopisch nicht sicher erkennbar. Innerhalb des Neocortex findet sich beim Igel eine „Querfurche im frontalen Teil des Hirnmantels“ (Flatau und Jacobsohn). Ziehen nennt sie Furcha \wedge und Le Gros Clark Sulcus orbitalis. Diese Furcha soll nach Ziehen auch dem Maulwurf zukommen. Er zitiert eine Anzahl von Autoren, die sie nicht gesehen haben (Ganser, Leuret, Turner), während Mann sie nach Ziehen „ziemlich richtig wiedergibt“. In unserem der Abb. 1b zugrunde liegenden Gehirn ist sie auch nicht zu finden, während wir sie bei anderen Maulwurfsgehirnen recht deutlich sahen. Diese Furcha ist beim Maulwurf also nicht konstant, wodurch sich die unterschiedlichen Angaben zwanglos aufklären. Auf das Kleinhirn werden wir bei der Beschreibung der Medialansichten (Abb. 4) näher eingehen. In der Ansicht von oben erkennt man, daß ausgesprochen gut ausgeprägte Kleinhirnhemisphären bei relativ kleinem Wurm dem Maulwurf zukommen, während die Spitzmäuse einen mehr oder weniger großen Wurm bei kleinen Hemisphären aufweisen. Bei der Hausspitzmaus fallen darüber hinaus die gewaltigen, seitlich stark hervorragenden Floculi auf. Diese sind bei den übrigen Formen in Dorsalansichten weitgehend verdeckt. Kleinhirnhemisphären und -wurm sind beim Igel weitaus am stärksten gefurcht.

Bei den Spitzmausgehirnen ist das Rückenmark häufig sehr kurz abgeschnitten. Dadurch tritt es in den photographischen Aufsichten nicht hervor. In den Skizzen ist es durch eine punktierte Linie angedeutet.

Ansicht von der Seite, Lateralansicht (Abb. 2)

Im Schrifttum finden sich nur wenige Abbildungen von Lateralansichten der hier interessierenden Gattungen. Das Waldspitzmausgehirn wird von Ärnäck-Christie-Linde abgebildet, und Le Gros Clark gibt Strichzeichnungen der Gehirne von Igel, Maulwurf und der weiter vorn erwähnten *Crocidura coerulea*, die nach Simpson (1945) einer anderen Gattung angehört. Simon bringt vom Igel eine sehr gute photographische Lateralansicht.

Der Gesamteindruck der hier untersuchten Gehirne ist auch in der Seitenansicht sehr unterschiedlich, vor allem fällt das Gehirn des Maulwurfs durch eine langgestreckte, sehr flache Form auf. Eine dorsale Wölbung der Großhirnhemisphäre ist hier kaum vorhanden, doch ist sie bei allen vorliegenden Objekten gering, am stärksten noch bei der Wasserspitzmaus. Der Bulbus olfactorius ist beim Igel relativ am mächtigsten, er schließt hier die Hemisphären rund und

knollig nach vorn ab, während er beim Maulwurf und bei der Hausspitzmaus mehr spitz ausläuft. Der Bulbus bei Wald- und Wasserspitzmaus wirkt rechteckig, wobei die längere Rechteckseite den Hemisphären ansitzt. Dieser Ansatz ist jedoch nach Lage verschieden. Während er bei der Waldspitzmaus senkrecht steht, vielleicht mit einer geringen Drehung im Uhrzeigersinne, weicht er bei der Wasserspitzmaus, wie auch bei Maulwurf und Igel, von der Senkrechten deutlich im entgegengesetzten Sinne ab. Die Ansatzfläche verläuft also hier von rostro-dorsal nach caudo-basal. Die abweichende Richtung des Bulbusansatzes bei der Waldspitzmaus ist auf die außerordentlich starke Ausbildung des Tuberculum olfactorium bei dieser Form zurückzuführen. Dieses wölbt sich stark nach rostro-basal vor und bildet so ein für Wald- und Zwergspitzmaus charakteristisches Merkmal. Das Tuberculum olfactorium des Igels ist eine linsenförmige Vorwölbung, die allseitig von einer Ringfurche begrenzt wird. Bei den übrigen Formen treten die Tubercula olfactoria in Seitenansichten weniger deutlich hervor, und wir werden deswegen bei Besprechung der Basalansichten näher auf sie eingehen. Der Verlauf der Fissura palaeo-neocorticalis ist in Lateralansichten am übersichtlichsten. Nach horizontalem Verlauf biegt diese Furche beim Igel im letzten Hemisphärendrittel nach dorsal auf und verflacht zum Hemisphärenrand hin. Beim Maulwurf endet sie in der Hemisphärenmitte, während die Spitzmäuse keine solche Furche erkennen lassen. Bereits Ziehen und dann auch Leche bemerken richtig, daß diese Furche beim Igel höher verläuft als beim Maulwurf. Dies kommt in der von uns wiedergegebenen Abbildung nicht so deutlich zum Ausdruck, da in dieser, nach später zu erläuternden Gründen das Gehirn des Maulwurfs etwas gekantet wurde. Wir werden später zeigen, daß die feinen Eindrücke auf den Spitzmausgehirnen von Gefäßen herrühren und einer Fissura palaeo-neocorticalis nicht gleichzusetzen sind.

Um die weitere Beschreibung nicht unnötig zu erschweren, wurden die mikroskopisch gefundenen palaeo-neocortikalen Grenzen in die Schemata eingetragen. Den basal dieser Grenze liegenden Palaeocortex, der bei den Spitzmäusen wulstig hervortritt (s. Abb. 5), können wir nach Simon beim Igel in einen frontalen (vorderen) und einen temporalen (hinteren) Abschnitt gliedern¹. Die Grenze dieser

¹ Letzteren haben wir weiter vorn beim Igel als Lobus pyriformis gekennzeichnet. Die rostrale Begrenzung dieses Lobus ist jedoch im Schrifttum uneinheitlich.

beiden Anteile gegeneinander, die möglicherweise mit der Vallecula Sylvii höher differenzierter Gehirne zu vergleichen wäre, würde dann beim Igel caudal vom Tuberculum olfactorium liegen. Für die Gehirne der übrigen hier untersuchten Insektivoren läßt sich eine makroskopische Trennlinie aber nicht sicher festlegen, da, wie schon Ziehen betont, hier keine Vallecula Sylvii vorhanden ist. Wir

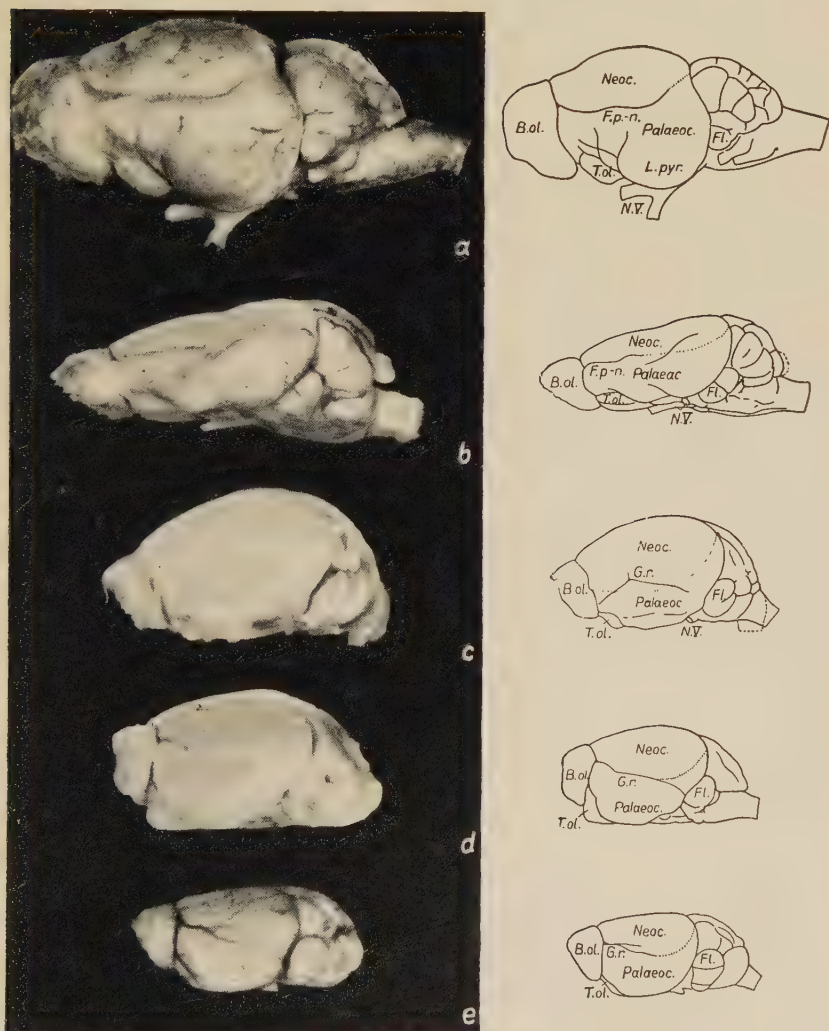


Abb. 2. Insektivorengehirne in der Ansicht von der Seite.
a = Igel; b = Maulwurf; c = Wasserspitzmaus; d = Waldspitzmaus; e = Hausspitzmaus. Vergrößerungen wie in Abb. 1.

werden deswegen, da wir ja an der Hirnoberfläche bleiben, ganz generell vom palaeocortikalen Hirnbereich sprechen.

Das in den palaeocortikalen Bereich eingeschlossene Tuberculum olfactorium haben wir schon erwähnt. Der zwischen diesem und der Fissura palaeo-neocorticalis gelegene Palaeocortex erscheint bei Igel und Maulwurf gestreckt, bei den Spitzmäusen kurz und gedrunken. Der sich nach caudal anschließende Bereich (Lobus pyriformis im engeren Sinne) ist beim Igel ausgesprochen kuglig, bei allen übrigen Formen gestreckt und nach caudal schmaler werdend. Dieser Bereich wird beim Maulwurf durch eine von caudo-medial nach rostro-lateral verlaufende Grube unterteilt, deren Verlaufsrichtung von Le Gros Clark nicht richtig dargestellt wurde. Sie verläuft in seiner Abbildung von caudo-lateral nach rostro-medial. Um den wirklichen Verlauf darzustellen, wurde für die Abb. 2b das Maulwurfgehirn etwas gekantet. Im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Ausbildung des temporalen Palaeocortexbereichs differiert die hintere Hemisphärenbegrenzung des Igels von der der anderen Formen erheblich. So ist beim Igel der Caudalpol deutlich nach basal verschoben und liegt vor dem Flocculus des Kleinhirns, bei den übrigen Formen hingegen deutlich darüber. Der basale Temporalpol liegt beim Igel sehr weit caudal, bei den Spitzmäusen deutlich rostraler. Damit im Zusammenhang erscheint das Kleinhirn bei Maulwurf und Spitzmaus stärker unter das Großhirn geschoben. Im Kleinhirn selbst imponiert beim Igel ein deutlicher Wurm, während die Flocken relativ klein und ungestielt sind. Über die Form der Flocken vermögen jedoch die folgenden Basalansichten besser Aufschluß zu geben.

In der photographischen Abb. 2c ist der Verlauf des Rückenmarks artifiziell verändert. Der richtige Verlauf ist im Schema angedeutet.

Ansicht von unten, Basalansicht¹ (Abb. 3).

Simon gibt in einer im hiesigen Institut entstandenen Arbeit erstmalig eine gute Abbildung der Basis eines Igelgehirns², während mir aus dem älteren Schrifttum Basalansichten eines Waldspitzmausgehirns von Ärn-bäck-Christie-Linde und eines Maulwurfgehirns von Ganser bekannt wurden. Meinen eigenen Ausführungen möchte ich vorausschicken, daß die

¹ Da wir die Ansicht von oben auch Dorsalansicht nannten, wäre hier der Ausdruck Ventralansicht entsprechender. Die Bezeichnung Basalansicht ist jedoch zutreffender.

² Sehr mangelhaft ist die Abbildung, die Beccari (1943) wiedergibt.

Basis eines Spitzmausgehirns nur sehr schwer einwandfrei zu präparieren ist. Besonders die Flocculi des Kleinhirns, die in einer fast geschlossenen Knochenkapsel liegen, die Hypophyse und die Sehnerven reißen leicht ab. Die abgebildeten Objekte sind deswegen nicht in jeder Hinsicht fehlerfrei.

Die allgemeinen Umrißverhältnisse des Gesamthirns sind die gleichen wie bei der Dorsalansicht schon geschildert. Besonders kurz und breit erscheinen in der Basalansicht die Großhirnhemisphären bei der Hausspitzmaus. Die stets gut ausgebildeten Tubercula olfactoria liegen bei allen hier untersuchten Insektivorengehirnen direkt hinter den Bulbi olfactorii, variieren in Form und Größe erheblich und sind durch Ringfurchen deutlich begrenzt. Beim Igel und Maulwurf imponieren sie als linsenförmige Vorwölbungen, während sie bei der Wasserspitzmaus weniger prominieren. Bei der Waldspitzmaus überwölben sie den caudobasalen Rand des Bulbus olfactorius kegelförmig nach rostral, während dieser Bulbusrand bei der Hausspitzmaus von basal gerade noch sichtbar ist. Durch die sich stark hervorwölbenden Tubercula olfactoria, die bei der Waldspitzmaus fast die Größe der Bulbi erreichen, unterscheiden sich die sonst so ähnlichen Gehirne von Wald- und Wasserspitzmaus erheblich. Bei Wald- und Hausspitzmaus erstrecken sich die Tubercula olfactoria sehr weit lateralwärts, so daß bei diesen Formen der vom Bulbus kommende Tractus olfactorius lateralis, der besonders bei Maulwurf und Igel als deutliches weißes Band auffällt, in seinem Verlauf lateral von den Tubercula olfactoria von basal nicht zu erkennen ist. Die Tubercula olfactoria nehmen also bei Wald- und Hausspitzmaus die ganze rostrale Hemisphärenbreite ein, worauf bereits Ärnäck-Christie-Linde hinwies. Der Tractus olfactorius lateralis erstreckt sich bis ins Mandelkerngebiet zum Nucleus gleichen Namens. Dieser wird besonders beim Igel als leichte Erhebung caudal vom Tuberculum olfactorium auch makroskopisch erkennbar. Die zwischen den Tubercula olfactoria gelegenen Hirnstrukturen sind von basal her betrachtet bei der Waldspitzmaus tief eingezogen, während sie bei den anderen Arten mehr auf gleichem Niveau liegen. Die rostralen Teile dieser Strukturen gehören architektonisch noch zum Tuberculum olfactorium, während sich nach caudal hin die Regio diagonalis (Diagonales Band Brocas) anschließt. Die Regio diagonalis ist besonders bei Igel und Maulwurf schon makroskopisch recht deutlich zu erkennen und verläuft von der Medianen aus nach caudolateral. Im medio-basalen Bereich macht sie Platz für das sich caudal anschließende Diencephalon, dessen Basalfläche bei allen Insekti-

vorengehirnen in relativ großer Ausdehnung frei liegt. Nervus und Tractus opticus sind bei allen Formen verhältnismäßig klein, was auf die geringe Bedeutung des optischen Systems hinweist. Beim Igel sind diese Strukturen noch am besten ausgebildet, beim Maulwurf hingegen fehlen sie im Zusammenhang mit der Rückbildung der Augen¹. Dadurch wird besonders bei dieser Form ein schmales queres Faserband sichtbar, welches den supraoptischen Commissuren entspricht. Der zwischen dem Chiasma (bzw. beim Maulwurf den supraoptischen Commissuren) und dem vorderen Rand des Infundibularansatzes (Ansatz des Hypophysenstiels an das Tuber cinereum) freiliegende rostrale Teil des Tuber cinereum ist bei Insektivoren sehr ausgedehnt. Diepen (1948) bezeichnet diesen Teil als Pars oralis tuberis und führt aus, daß mit steigender Organisationshöhe des Gehirns dieses Gebiet relativ kleiner wird und beim erwachsenen Menschen makroskopisch völlig verschwindet (auch Spatz, Diepen und Gaupp, 1948 und Spatz, 1951). Die Richtigkeit dieser Anschauung wird durch die große Ausdehnung der Pars oralis tuberis bei den primitiven Insektivoren unterstrichen. Die Hypophyse selbst ist in ihrer Größe und Form sehr unterschiedlich. Bei den Spitzmäusen ist sie breit und kurz, wie ein quergestelltes Rechteck. Beim Igel ist sie relativ groß und quadratisch, während sie beim Maulwurf klein und halbmondförmig erscheint. Die intraspezifische Variabilität in Form und Größe der Hypophyse ist recht erheblich. Eine zarte proximale Hypophyse (auch Hypophysenstiel genannt) ist bei allen Formen deutlich. Da sie in den photographischen Abbildungen nicht immer klar hervortritt, wurde ihre Lage und Ausdehnung in die Schemata eingetragen. Die Hypophyse soll in einer späteren Arbeit eingehender betrachtet werden, so daß ich mich hier auf diese kurzen Bemerkungen beschränken kann. Die von der Hypophyse verdeckten Corpora mammillaria weisen keine Besonderheiten auf. Die sich ziemlich weit lateral aufwölbenden Hügelchen sind in der Medianen nicht scharf getrennt, sondern nur schwach sattelförmig eingezogen. Seitlich von der Hypophyse zieht der vom vorderen Rand des Pons kommende Nervus trigeminus vorbei. Dieser ist bei allen Formen sehr gut ausgebildet, bei der Hausspitzmaus wohl relativ am stärksten. Da der Trigeminus die caudo-laterale Grenze zwischen Diencephalon und Telencephalon verdeckt, wurde er bei einem Teil der

¹ Nach Ganser, der das Gehirn des Maulwurfs sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch durchforschte, sind sie noch als zarte Fäden vorhanden.

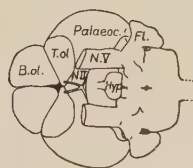
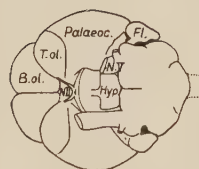
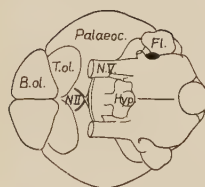
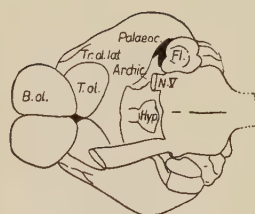
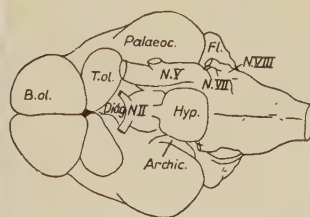


Abb. 3. Insektivorengehirne in der Ansicht von unten.
a = Igel; b = Maulwurf; c = Wasserspitzmaus; d = Waldspitzmaus; e = Hauaspitzmaus. Vergrößerungen wie in Abb. 1.

Gehirne einseitig entfernt. Es wird dann deutlich, daß lateral von der Hypophyse das Diencephalon von einer schmalen Windung des Telencephalon überlagert wird. Diese schmale Windung wird seitlich von einer flachen Grube, in der ein Gefäß verläuft, begrenzt und enthält medio-basale Teile des Archicortex. Diese Grube entspricht jedoch nicht der Fissura hippocampi¹, sondern letztere beginnt weiter caudal in der eben dargestellten Windung und tritt in den Abbildungen nicht hervor. Ziehen hat der Darstellung dieser Furche einen größeren Abschnitt gewidmet, auf den ich verweisen möchte (1897, S. 154).

Die Medulla oblongata verjüngt sich beim Igel allmählich und konisch zum Rückenmark. Bei allen anderen Formen erscheint sie quadratisch, und das Rückenmark setzt ohne Übergang schmal an, was bereits von Leche beschrieben wurde. Beim Igel ist der Abstand zwischen dem Pons und den Corpora mammillaria relativ groß, beim Maulwurf geringer, während sich bei den Spitzmäusen diese beiden Strukturen berühren (s. Abb. 4). Vom Kleinhirn werden im wesentlichen nur die Flocculi sichtbar. Diese sind beim Igel kurz und ungestielt, bei den anderen hier untersuchten Formen jedoch gestielt und pilzförmig. Leche hat darauf bereits hingewiesen. Besonders stark entwickelt erscheinen die Flocculi bei Maulwurf und Hausspitzmaus. Bei ersterem werden in der Basalansicht auch größere Teile der Kleinhirnhemisphären sichtbar. Diese lateralen Kleinhirnteile überdecken besonders bei Maulwurf, Wald- und Wasserspitzmaus in der Basalansicht die caudalen Teile der Großhirnhemisphären. Diese Überlagerung ist bei der Hausspitzmaus nur schwach ausgeprägt, beim Igel fehlt sie ganz.

Ansicht der Mittelebene, Medialansicht (Abb. 4)

Diese Ansicht ist bei Insektivorengehirnen weitaus am häufigsten beschrieben und abgebildet worden, oft im Zusammenhang mit der Frage nach der Ausbildung des Balkens bei diesen primitiven Formen. Vom Igel liegen Medialansichten von Flatau und Jacobsohn, Leche, Haller und Le Gros Clark vor. Nach Haller gibt auch Flower (1862) eine gute Abbildung eines medianen Sagittalschnittes vom Igelgehirn, doch war mir die Arbeit von Flower nicht zugänglich. Eine Medialansicht vom Maulwurf legt Le Gros

¹ Sie ist von Ganser beim Maulwurf und von Ärnäck-Christie-Linde bei der Waldspitzmaus unzutreffend als Fissura hippocampi bezeichnet und abgebildet worden.

Clark vor, und ein der Medianen angenäherter Sagittalschnitt von der Waldspitzmaus wurde von Ärnäck-Christie-Linde (1900) abgebildet. Es kann vorweggenommen werden, daß alle makroskopisch gewonnenen Abbildungen der medianen Sagittalen völlig unzulänglich sind, so die Abbildungen von Flatau und Jacobsohn, Leche und Le Gros Clark. Sie geben bei diesen sehr kleinen Objekten keine hinreichenden Aufschlüsse über die Lage der Ventrikel und vieler feinerer Hirnteile in der Mittelebene. Es gibt jedoch eine Methode, um sichere Darstellungen der medianen Sagittalen zu erhalten, und das ist die Rekonstruktion aus mikroskopischen Sagittalschnittserien. Rekonstruktion deswegen, weil die Schnittebene der Sagittalebene selten so genau parallel gehen wird, daß die ganze mediane Sagittale oder besser gesagt das ganze mediale Ventrikelsystem auf einem Schnitt erscheinen wird. Die Rekonstruktion aus mehreren benachbarten Schnitten ist jedoch relativ einfach. Die Figuren der Abb. 4 sind so entstanden¹. Trotz dieser genaueren Rekonstruktionsmethode konnten wir nicht alle Lagebeziehungen der Hirnteile in der medianen Sagittalen klären. So ist bei den hier vorliegenden Objekten zumeist nur sehr schwer zu entscheiden, wie nun eigentlich der 3. Ventrikel nach oben hin abgeschlossen ist, also die Frage nach Ansatz und Verlauf der Lamina tectoria ventriculi tertii. Wir sind nicht sicher, daß in diesem Punkt die hier gegebenen Abbildungen den wirklichen Verhältnissen völlig entsprechen. Auch aus der bisherigen Literatur ergeben sich für diese Frage keine Anhaltspunkte. Haller gibt von einem guten medianen Sagittalschnitt vom Igel nur den vorderen Teil bis zum Balkenende wieder, während der von Ärnäck-Christie-Linde dargestellte Sagittalschnitt nicht in der Mittelebene liegt. Ganser läßt in seinen schematischen, mit sehr vielen Fehlern behafteten Darstellungen den 3. Ventrikel nach oben hin offen. Wir betreten also offenbar mit den in Abb. 4 wiedergegebenen Darstellungen der Mittelebene von Insektivorengehirnen Neuland. Leider konnten wir bisher nur von Igel, Maulwurf und Waldspitzmaus Sagittalschnittserien herstellen, doch läßt sich zu einzelnen Fragen auch bei anderen Formen an Hand von Querschnittserien Stellung nehmen.

¹ Die Kleinheit der Objekte bringt es mit sich, daß wir hier nicht mehr am makroskopischen Objekt, sondern bereits am mikroskopischen Schnitt beschreiben. Da es jedoch bei größeren Gehirnen üblich ist, in einer makroskopischen Beschreibung stets auch die Mittelebene mit zu berücksichtigen, soll diese auch hier nicht übergangen werden.

Die Balkenlänge ist bei den dargestellten drei Formen sehr unterschiedlich und beim Igel besonders gering. Auf die Hemisphärenlänge bezogen ist sie bei letzterem 18 %, bei der Waldspitzmaus 41 % und beim Maulwurf 48 %¹. Waldspitzmaus und Maulwurf stehen in diesem Merkmal einander näher und sind vom Igel deutlich unterschieden. Dies entspricht auch den allgemeinen Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen dieser drei Formen. Der Balken stellt die hauptsächliche neocortikale Kommissur dar, und er fehlt nur bei ganz primitiven Formen. Sicherlich kann auch der sehr kurze Balken des Igels als Primitivmerkmal gewertet werden. Überraschend ist hingegen die relativ große Länge des Balkens bei den anderen untersuchten Insektivoren. Daraus Folgerungen zu ziehen, ist verfrüht, da die Balkenlänge nur einen sehr groben Maßstab darstellt.

Interessant ist ein Vergleich der Lagebeziehungen des Balkens bei den vorliegenden drei Formen. Das Balkenknie, *Genu corporis callosi*, also die rostrale Balkenverdickung, beginnt bei allen Formen in relativ gleichem Abstand von der rostralen Hemisphärengrenze, während sich das Balkensplenium, also die caudale Verdickung des Balkens, sehr verschieden weit nach caudal erstreckt. Während das caudale Balkenende beim Maulwurf und noch stärker bei der Waldspitzmaus die Epiphyse und zum Teil sogar vordere Anteile der mesencephalen Vierhügelplatte überlagert, klafft beim Igel zwischen diesen eine weite Lücke. Wenn wir in der Balkenform des Igels einen Primitivzustand sehen, müssen wir annehmen, daß eine Höherdifferenzierung mit einer Streckung nach caudal verbunden ist. Dann ergeben sich deutliche Parallelen zur ontogenetischen Entwicklung des Balkens, wie sie z. B. von Hochstetter (1919) beim menschlichen Gehirn dargelegt wurde.

Wie schon angedeutet, ist es auch in Sagittalschnittserien schwierig zu entscheiden, wie der 3. Ventrikel nach oben zu begrenzt ist. Das Dach des 3. Ventrikels wird durch die *Lamina tectoria* gebildet, die bei allen drei Formen auf der dorsalen Fläche des *Corpus pineale* angeheftet ist. Von hier aus überbrückt sie in der Medianen beim Maulwurf nur einen kurzen Zwischenraum bis zur Unterkante des Balkens, während sie bei der Waldspitzmaus an der Unterkante des Fornix anzusetzen scheint. Beim Igel verläuft sie wahr-

¹ Diese Relation zeigt jedoch bei zunehmender Hirndifferenzierung keine einheitliche Tendenz. Bei einem Affen (*Aotes spec.*) beträgt die relative Balkenlänge nur 40 %.

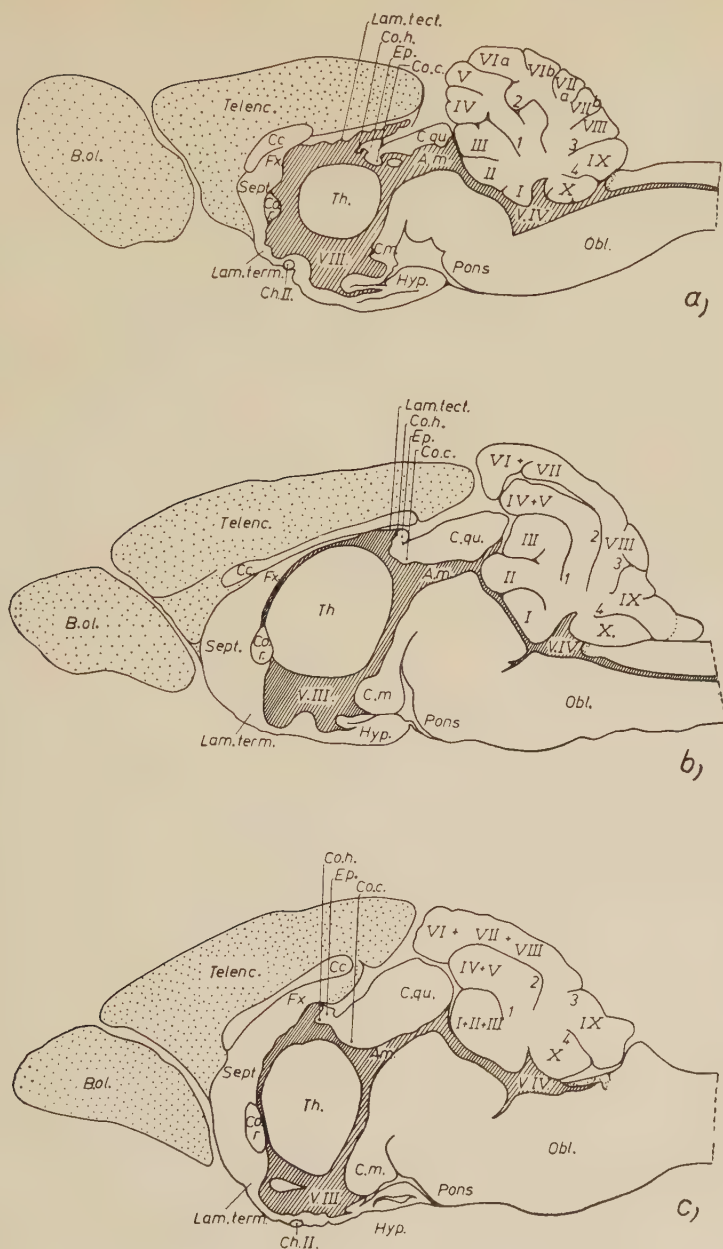


Abb. 4. Insektivorengehirne in der Mediansicht.

a = Igel; b = Maulwurf; c = Waldspitzmaus. Vergrößerte Rekonstruktionen aus Sagittalschnittserien. Alle in der Medianen durchschnittenen Gewebe bleiben weiß, die der Medianen angenäherten, aber nicht angeschnittenen Gewebe sind grob punktiert. Die Area postrema ist fein punktiert, das Ventrikelsystem schräg schraffliert.

scheinlich vom Corpus pineale aus noch eine größere Strecke nach caudal ehe sie nach rostral umbiegt. Dadurch entsteht beim Igel über der Vierhügelplatte eine große nach caudal gerichtete Aus-sackung. Diese, als Recessus suprapinealis anzusprechende Ventrikelausbuchtung ist bei Maulwurf und Waldspitzmaus nur sehr schwach ausgeprägt. Der Ansatz der Lamina tectoria an das Telen-cephalon vollzieht sich beim Igel nach unserer Ansicht unterhalb des Balkensplenium, ähnlich wie beim Maulwurf. Wir stehen damit jedoch im Widerspruch zu Haller (1906), nach dessen Tafelabb. 14A eine Membran (sie ist nicht näher bezeichnet, doch handelt es sich sicher um die Lamina tectoria) von dem kleinen Vorsprung oberhalb der Commissura rostralis (C. anterior) (s. Abb. 4a) ausgeht und zwischen Balken und Thalamus nach caudal verläuft. Nach unseren Präparaten setzt sie weiter oben an, und es lassen sich in der von Haller angegebenen Ansatzstelle auch keine artifiziellen Beschädigungen des Ventrikelependyms feststellen. Zwischen den beiden von uns beschriebenen Ansatzstellen in der Medianen verliert sich die Lamina tectoria beim Igel im Plexus des 3. Ventrikels. In Abb. 4a haben wir den möglichen Verlauf durch eine geschlängelte Linie angedeutet.

Die Massa intermedia des Thalamus ist bei allen Formen recht groß. Sie hat beim Maulwurf ihre relativ größte Ausdehnung und liegt dorso-medial dem Fornix und rostro-medial der Commissura rostralis dicht an, so daß der dazwischenliegende Ventrikelabschnitt stark eingeeengt ist. Etwas größer ist dieser Zwischenraum bei der Waldspitzmaus und noch ausgedehnter beim Igel, hier in Verbindung mit einer relativ kleinen Massa intermedia. Der basale Teil des 3. Ventrikels wird nach dorsal von der Massa intermedia, nach rostral von der Lamina terminalis, nach basal vom Tuber cinereum und Infundibulum und nach caudal von den Corpora mamillaria begrenzt. Der zwischen Lamina terminalis und dem Chiasma II liegende Recessus praeopticus ist bei Igel und Maulwurf deutlicher ausgeprägt als bei der Waldspitzmaus, da bei ersteren (besonders beim Maulwurf) ein deutlicher, in den Ventrikel vorspringender Chiasmahügel vorhanden ist, der in der hier untersuchten Sagittalschnittserie des Gehirns einer Waldspitzmaus fehlt. Dieser Hügel bildet die caudale Begrenzung des Recessus praeopticus und zugleich die rostrale Grenze des Recessus infundibuli, der mit einem feinen Fortsatz mehr oder weniger tief in den proximalen Abschnitt der Hypophyse eindringt, und dessen hintere Grenze vom dorsalen

Abschnitt des Infundibulum gebildet wird. Auch ein Recessus mammillaris ist bei allen drei Formen deutlich. Während er jedoch bei Maulwurf und Spitzmaus spitz zwischen Hypophyse und Corpus mammillare eindringt und nur durch eine Ependymlamelle begrenzt wird, ist er beim Igel wannenförmig. Bei diesem Tier besteht eine Parenchymbrücke zwischen dem dorsalen Teil des Infundibulum und dem Corpus mammillare, die von Spatz, Diepen und Gaupp (1948) als Pars caudalis tuberis bezeichnet wird. Diese soll im Gegensatz zur Pars oralis tuberis beim erwachsenen Menschen besonders gut ausgebildet sein (Diepen, 1948; Spatz, 1951). Eine genauere histologische Prüfung bei Insektivoren steht noch aus, doch scheint die Pars caudalis tuberis bei diesen Formen nur gering entwickelt zu sein. Bei Maulwurf und Spitzmaus verjüngt sie sich im Bereich des Recessus mammillaris zu einer epithelialen Platte.

Eine im basalen Bereich des 3. Ventrikels auftretende Besonderheit des Waldspitzmausgehirns müssen wir noch hervorheben. Es treten hier ein oder zwei Parenchymbrücken auf, die nach Lage und Form recht verschieden sein können und den Ventrikel als nervenzellfreie Raphen durchsetzen. Während diese Bildungen bei den von mir untersuchten Waldspitzmausgehirnen stets zu finden waren, konnte ich sie bei Igel- und Maulwurfgehirnen nie feststellen. Eine funktionelle Bedeutung kommt ihnen sicherlich nicht zu. Eine typische, kommaförmige Bildung ist in der Abb. 4c dargestellt. Sie liegt hier zwischen den beiden Nuclei praeoptici mediales.

Oberhalb des Recessus mammillaris erstreckt sich der 3. Ventrikel nach caudo-dorsal zwischen Massa intermedia und Corpus mammillare. In diesem Abschnitt unterscheiden sich die hier untersuchten Formen nicht wesentlich voneinander. Der dorsal von der Massa intermedia gelegene Abschnitt des 3. Ventrikels wird nach caudal von der Commissura habenularum, dem Corpus pineale und der Commissura caudalis (C. posterior) begrenzt. Diese drei Strukturen sind in Form und Anordnung bei den hier untersuchten Arten recht unterschiedlich. Während bei Waldspitzmaus und Igel die Epiphyse (Corpus pineale) hinter der Commissura habenularum liegt (beim Igel nur durch einen dünnen Stiel verbunden), liegt sie beim Maulwurf darunter. Die diencephale Epiphyse hat eine Parenchymverbindung zur mesencephalen Vierhügelplatte. Makroskopisch wird die di-mesencephale Grenze durch eine von caudal kommende Incisur angezeigt. Ein deutlicher vom Ventrikel kommender Einschnitt findet sich nur beim Igel. Diese Einbuchtung entspricht

wohl einem Recessus pinealis. Die Commissura caudalis liegt beim Maulwurf und bei der Waldspitzmaus in der üblichen Weise in der Basis der Vierhügelplatte; beim Igel wölbt sie sich in den Ventrikel vor. Hinter dieser Commissur schneidet beim Igel der Aquaeductus mesencephali (Sylvii) von basal her stärker in die Vierhügelplatte ein. Er wirkt dadurch beim Igel relativ höher als bei den anderen Formen, ist jedoch auch hier sehr eng.

Die untere Begrenzung des Aquaeducts wird durch den Haubenwulst (Haube, Tegmentum mesencephali) gebildet. Der Aquaeduct steigt nach caudal leicht an, um dann, gegen Ende der Vierhügelplatte, scharf nach basal abzuknicken. In diesem absteigenden Ast wird das Dach des Aquaeducts durch das Velum medullare anterius gebildet, dessen Ansatz an die Vierhügelplatte bei allen Objekten deutlich zu erkennen ist. Bei allen Formen befindet sich dieser Ansatz am caudo-basalen Rand der Vierhügelplatte. Das Velum schmiegt sich dann eng an den Lobus anterior des Cerebellum an und verschmilzt an der Basis des Kleinhirns mit dem Dach des 4. Ventrikels, Tegmen ventriculi quarti.

Durch die unterschiedlichen Lagebezeichnungen von Vierhügelplatte und Kleinhirn zueinander erhält der zwischen diesen Strukturen liegende Teil des Aquaeducts eine recht verschiedenartige Ausprägung. Die Vierhügelplatte schiebt sich bei der Waldspitzmaus, vor allem aber beim Maulwurf in den oberen Bereich des Lobus anterior des Kleinhirns hinein, während die unteren Bereiche dieses Lobus dem Haubenwulst angenähert bleiben. Dadurch verläuft das Velum medullare anterius vor allem beim Maulwurf unterhalb der Vierhügelplatte zuerst rostro-basal, ehe es sich nach caudo-basal dem absteigenden Verlauf des Aquaeducts anschließt. Der Aquaeductus mesencephali bildet so beim Maulwurf einen stark ausgeprägten Recessus zwischen der caudalen Basis der Vierhügelplatte und dem Lobus anterior des Kleinhirns, den wir als „Recessus tectalis“ bezeichnen wollen¹. Schwach ausgeprägt ist dieser Recessus auch bei Igel und Waldspitzmaus zu erkennen.

Der 4. Ventrikel, Ventriculus quartus, verbindet den Aquaeductus mesencephali mit dem Zentralkanal des Rückenmarks. Sein Boden wird von der Rautengrube, sein Dach vom Kleinhirn gebildet.

¹ In guter Ausprägung ist ein solcher Recessus auch bei der Ratte vorhanden, wo er von Wislocki und Leduc (1954) als „recess of the posterior colliculi“ bezeichnet wird.

Am rostralen Beginn der Rautengrube basal vom Eintritt des Aquaeducts findet sich bei allen hier untersuchten Formen ein Recessus, der beim Igel stumpf und kurz, bei Maulwurf und Waldspitzmaus länger und spitz ist. Ärnäck-Christie-Linde (1900) spricht bei der Waldspitzmaus von einem Blindsack der Fossa rhomboidea. Wir wollen ihn als „Recessus rhomboides (ventriculi quarti)“ bezeichnen. Er ist außer bei Insektivoren von Ärnäck-Christie-Linde auch bei der Zwergfledermaus (*Vesperugo pipistrellus*) gefunden worden, scheint jedoch sonst nicht vorzukommen. Das Velum medullare posterius setzt am Kleinhirn an der rostralen Fläche des Nodus an und geht caudal in das über dem beginnenden Zentralkanal gelegene Dach des Rautenhirns über. Es bildet somit den caudalen Teil des Tegmen ventriculi quarti. Beim Igel beginnt der Zentralkanal besonders weit caudal, so daß bei diesem Tier der ganze mediale Nodus in den 4. Ventrikel hineinragt, von diesem jedoch durch das Velum medullare posterius abgeschirmt. Bei Maulwurf und Waldspitzmaus beginnt der Zentralkanal weiter rostral, der Nodus liegt dem Dach der Medulla oblongata auf und das Velum medullare posterius ist nur kurz. Während sich bei Igel und Maulwurf der Zentralkanal in seinem Verlauf durch die Oblongata und dem rostralen Teil des Rückenmarks gut verfolgen läßt, ist dies bei der Waldspitzmaus nicht möglich. Hier bildet, von Ärnäck-Christie-Linde schon beschrieben, „eine kernreiche graue Masse ein Dach über den Eingang in den Zentralkanal und gleichwie einen Riegel vor demselben“. Wir müssen diesen Angaben voll beipflichten. Wie sich besonders an Querschnitten deutlich zeigt, endet der Zentralkanal am caudalen Ende dieser „grauen Masse“. Über diese führt Ärnäck-Christie-Linde weiter aus: „Eine völlig übereinstimmende Anordnung ist laut der Beschreibung Gansers bei dem Maulwurfe zu finden, und Ziehen erwähnt etwas ähnliches als bei *Erinaceus* vorkommend. Sonst ist eine solche Bildung bisher m. W. bei keinem anderen Säugetiere angetroffen worden“ (1900, S. 15). Es handelt sich hierbei sicherlich um die in der Zwischenzeit besser erforschte Area postrema. Diese ist bei den Insektivoren, wie wohl bei den meisten Säugetieren überhaupt, unpaarig und bildet das Dach über den Eingang in den Zentralkanal. Wilson, der die Variabilität dieser Formation beim Menschen untersuchte, hat nach Wislocki und Putnam (1920) auch beim Menschen teilweise stärkere Verschmelzungen gefunden. Die Paarigkeit scheint demnach ein abgeleiteter Zustand zu sein. Aussehen und Anordnung

dieses Zellkomplexes ist jedoch, entgegen der Ansicht von Ärn-bäck-Christie-Linde bei den drei Formen recht unterschiedlich. Bei der Waldspitzmaus besteht der ganze Zipfel über dem Eingang in den Zentralkanal und auch der nach basal umbiegende „Riegel“ aus einem dicht gelagerten Zellkomplex. Beim Igel erscheint die Zellmasse lockerer und beschränkt sich auf die rostro-dorsale, dem Kleinhirn zugewandte Oberfläche des Obex (in Abb. 4a punktiert), während beim Maulwurf die ganze rostrale Oberfläche des Obex von einer ebenfalls etwas lockereren Zellmasse eingenommen wird. Ob es sich in allen Fällen wirklich um die Area postrema handelt, muß zytologisch entschieden werden. Dies und eine genaue Lagebeschreibung des Gesamtkomplexes soll weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Über das *Kleinhirn* der Insektivoren liegen Bemerkungen von Ziehen (1897), Bradley (1903) und Bolk (1906) vor. Wir wollen uns hier auf eine kurze Beschreibung des Wurms beschränken, wie er sich im medianen Sagittalschnitt darbietet. Dieser Schnitt, der den sog. Arbor vitae darstellt, gibt die Gliederung des Kleinhirns am besten wieder. Für die Bezeichnung der Furchen und Windungen übernehmen wir die moderne Nomenklatur von Larsell und beziehen uns vor allem auf seine Untersuchungen über das Kleinhirn des Opossum (1936) und der Weißen Ratte (1952), da bei diesen Tieren der Aufbau des Arbor vitae jenem des Igels recht ähnlich ist. Larsell gliedert folgendermaßen:

I	Lingula	}	Lobus anterior
II	Lobulus centralis ventralis		
III	„ „ dorsalis		
IV	CulmenLobulus ventralis		
V	„ Lobulus dorsalis		
<hr/>			
VI	Declive	}	Lobus posterior
VII	Tuber vermis		
VIII	Pyramis		
IX	Uvula		
<hr/>			
X	Nodulus		

Von den hier untersuchten Formen hat der Igel den am stärksten gegliederten Wurm, während dieser bei Maulwurf und Waldspitzmaus sehr einfach und einander ähnlicher ist. Der ventrale Sektor des

Lobus anterior ist beim Igel durch die Fissura praecentralis und intercentralis in drei Läppchen geteilt, die mit Larsell als Lingula (I), Lobulus centralis ventralis (II) und Lobulus centralis dorsalis (III) bezeichnet werden. Beim Maulwurf finden wir ähnliche Verhältnisse, doch erscheinen hier alle drei relativ ausgedehnter als beim Igel. Die Spitzmaus läßt in diesem ventralen Sektor des Lobus anterior keine Unterteilung erkennen. Lingula und Lobulus centralis sind also nicht voneinander getrennt. Der dorsale Sektor des Lobus anterior (Culmen) wird vom ventralen durch eine gut ausgebildete Fissura praeculminata (1 der Abb. 4, Fissura I nach Bradley) geschieden. Das Culmen ist nur beim Igel unterteilt in einen Lobulus ventralis (IV) und einen Lobulus dorsalis (V), während es bei Maulwurf und Spitzmaus ungeteilt ist. Es erscheint besonders gut ausgebildet beim Igel, recht schwach beim Maulwurf. Der Lobus anterior wird nach dorsal und caudal durch die Fissura prima (2 der Abb. 4, Fissura II nach Bradley) gegen den Lobus posterior begrenzt. Letzterer umfaßt beim Igel Declive (VI), Tuber vermis (VII), Pyramis (VIII) und Uvula (IX) und wird gegen den Nodus (X) durch die Fissura postero-lateralis (4 der Abb. 4, Fissura IV nach Bradley) abgegrenzt. Declive und Tuber vermis sind durch je eine Furche unterteilt und durch die Fissura superior posterior voneinander getrennt. Tuber vermis und Pyramis sind beim Igel und möglicherweise auch beim Maulwurf durch die Fissura praepyramidalis voneinander getrennt, doch ist nicht ganz sicher, ob der kleine Einschnitt beim Maulwurf wirklich dieser Furche entspricht. Bei allen Formen ist der dorsale Sektor des Lobus posterior (Declive, Tuber vermis und Pyramis) durch die Fissura secunda (3 der Abb. 4, Fissura III nach Bradley) von der Uvula getrennt. Dieser dorsale Sektor ist somit beim Igel reich gegliedert, während er bei der Waldspitzmaus völlig glatt ist und beim Maulwurf nur eine einzige seichte Furche aufweist. Die von der Fissura secunda einerseits und der Fissura posterolateralis andererseits begrenzte Uvula ist bei allen Formen fast ungegliedert. Sie weist nur beim Maulwurf eine flache Furche auf. Die starke caudalwärts gerichtete Ausbuchtung dieses Kleinhirnteils beim Maulwurf ist wahrscheinlich artifiziell (gestrichelte Linie in Abb. 4b). Der Nodus ist beim Igel durch zwei flache Furchen gegliedert, bei Maulwurf und Waldspitzmaus ungegliedert. Bemerkenswert ist noch, daß sich der Lobus posterior bei Maulwurf und Waldspitzmaus im Gegensatz zum Igel nach rostral stark über den Lobus anterior hinwegscheidet und den

caudalen Teil der Vierhügelplatte überdeckt. Das Kleinhirn ist bei diesen Formen also teilweise an der Überlagerung des Mittelhirndaches beteiligt, eine Frage, die weiter vorn aufgeworfen wurde. Beim Igel ist ein Teil des Mittelhirndaches frei von oben sichtbar (s. Abb. 1).

Nach dieser allgemeineren Formbeschreibung der Gehirne der hier untersuchten Insektivoren wenden wir uns nun speziell der palaeo-neocortikalen Grenze zu. Es soll untersucht werden, inwieweit diese, in die Schemata schon eingezeichnete Grenze, durch eine *Fissura palaeo-neocorticalis* (*F. rhinalis*) gekennzeichnet wird und wie sie verläuft, wenn eine solche Furche fehlt. Dazu ist mikroskopische Untersuchung nötig. Weiterhin ist zu prüfen, inwieweit die Lage der palaeo-neocortikalen Grenze Rückschlüsse auf die relative Zusammensetzung des Cortex aus Palaeo- und Neocortex zuläßt. Abschließend soll die Frage erörtert werden, ob eine unterschiedliche Zusammensetzung der Oberfläche des Cortex in jedem Fall Schlüsse auf die Differenzierungshöhe eines Gehirns zuläßt.

IV Die palaeo-neocortikale Grenze

Bevor wir auf Einzelheiten über die Grenze zwischen Palaeo- und Neocortex eingehen, bedarf es einer Definition, die durch die Verhältnisse, wie wir sie bei den Spitzmäusen vorfinden, notwendig wird. Eine Furche kann nur dann als *Fissura palaeo-neocorticalis* (*Fissura rhinalis*) bezeichnet werden, wenn sie die (nur mikroskopisch sicher feststellbare) Grenze zwischen Palaeocortex und Neocortex anzeigt¹. Die von Spatz (1949, 1950) eingeführte Bezeichnung „*Fissura palaeo-neocorticalis*“ schließt diese Definition schon in sich ein, und wir haben sie deswegen, da sie das Wesentliche hervorhebt, auch den älteren Bezeichnungen vorgezogen. Es wird nun unsere Aufgabe sein, an Hand

¹ Es ist dabei nicht notwendig, daß sich die Grenze immer genau im Furchental befindet, sie kann auch im Cortex der Furchenwand oder im Übergang zur Furchenkuppe liegen. Wesentlich ist aber, daß sie stets in unmittelbarer Nähe der Furche liegt. So wird z. B. stellenweise der Cortex des Furchentals von Teilen der Inselrinde eingenommen. Wir rechnen die Inselrinde in ihrer Gesamtheit zum Isocortex. Zweifellos sind in ihr jedoch Typen vertreten, die sich architektonisch sehr eng an den Palaeocortex anlehnen, und so unterscheiden manche Autoren auch zwischen palaeo- und neocortikaler Inselrinde.

von Schnittserien festzustellen, inwieweit die bei Igel und Maulwurf makroskopisch feststellbare laterale Längsfurche der Fissura palaeo-neocorticalis entspricht und wie die Grenze verläuft, wenn diese Furche verflacht. Weiterhin ist bei den Spitzmäusen zu prüfen, inwieweit die hier vorhandenen Gefäßeindrücke mit der palaeo-neocortikalen Grenze übereinstimmen und ob auch für sie die Bezeichnung Fissura palaeo-neocorticalis Anwendung finden könnte. Diese Prüfungen sind notwendig, wenn wir aus dem Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze Rückschlüsse auf die Zusammensetzung des Hirnmantels ziehen wollen.

Igel: Beim Igel schließt die weiter vorn beschriebene laterale Längsfurche während ihres ganzen Verlaufes die palaeo-neocortikale Grenze (p.-n.-Grenze) in sich ein, ist also ohne Einschränkung als Fissura palaeo-neocorticalis (F. p.-n.) zu bezeichnen. Kurz vorm Erreichen der caudalen Hemisphärenkante verflacht die Furche, und es ist dann makroskopisch nicht immer deutlich, wie die Grenze weiter verläuft.

Die erste Verbindung des Pedunculus olfactorius (der den Bulbus olf. mit dem übrigen Gehirn verbindet) mit dem darüber liegenden Neocortex tritt beim Igel sehr weit medial auf, so daß die F. p.-n. nach der beginnenden Verschmelzung sehr tief ist. Sie wird dann jedoch sehr schnell flacher. Die p.-n.-Grenze verläuft in der Tiefe der Furche. In Höhe einer Querschnittsebene durch den caudalen Teil des Tuberculum olf. ist die Tiefe der Furche bei verschiedenen Gehirnen sehr unterschiedlich. Bei manchen wird sie sehr flach, während bei anderen der Furchencharakter deutlich erhalten bleibt. Übereinstimmend ist die Furche hier aber flacher als weiter rostral und weiter caudal. Die Grenze verläuft auch hier in der Furchentiefe. In ihrem weiteren Verlauf nach caudal wird die Furche wieder deutlich tiefer und die p.-n.-Grenze geht in die obere Furchenwand über. Die Furche selbst wird von der palaeocortikalen Regio perirhinalis ausgefüllt. Wie schon vermerkt, biegt die Furche im hinteren Hirndrittel nach dorsal und medial ein und verflacht. Die p.-n.-Grenze folgt diesem Verlauf, die Furchentiefe und die Abflachung wird weiterhin von der Regio perirhinalis eingenommen. Dorso-medial von dieser Abflachung findet sich auf einigen Querschnitten noch Neocortex, hört jedoch sehr bald auf, so daß die caudalsten Querschnitte durch die Großhirnhemisphären rein palaeo-

cortikal sind. Der Caudalpol wird, wie schon makroskopisch beschrieben, vom Palaeocortex gebildet.

Beim Igelhirn ist durch die Fissura palaeo-neocorticalis die palaeo-neocortikale Grenze einwandfrei gekennzeichnet.

Maulwurf: Beim Maulwurf verschwindet die laterale Längsfurche nach kurzem Flacherwerden am Ende des mittleren Drittels der Hemisphären. Sie schließt während ihres ganzen Verlaufes die p.-n.-Grenze in sich ein.

Die erste Verschmelzung des Pedunculus olf. mit dem darüber liegenden frontalen Neocortex findet beim Maulwurf im Gegensatz zum Igel sehr weit lateral statt. Dadurch ist die F. p.-n. sofort nach dieser Verschmelzung sehr flach. Dies trifft für alle untersuchten Objekte zu. Die Furche erscheint in ihrem rostralen Abschnitt als flacher aber stets deutlicher Einschnitt. Die p.-n.-Grenze liegt in der Furchentiefe, in den ersten Schnitten nach der Verschmelzung etwas in die obere Furchenwand hineinverschoben. Wiederum, wie bei einigen Igel, tritt in Höhe des caudalen Tuberculum olf. eine stärkere Verflachung der Furche ein. Ob dies mit der Ausprägung der dort liegenden Inselrinde in Verbindung zu bringen ist, muß nach einer architektonischen Begrenzung der Insel entschieden werden¹. Die Furche wird im weiteren Verlauf nach caudal nun wieder tiefer und die p.-n.-Grenze verlagert sich in die ventrale Furchenwand. Die Regio perirhinalis beginnt nicht wie beim Igel gleichzeitig mit dem Tieferwerden der Furche, sondern tritt etwas caudal davon auf und füllt dann die ganze Furche aus. Die p.-n.-Grenze liegt dann in der dorsalen Lippe. Wie schon vermerkt, verflacht die Furche nun vollkommen und es ist makroskopisch nicht mehr möglich, die p.-n.-Grenze festzulegen. Mikroskopisch liegt sie nach dem Aufhören der Furche etwas oberhalb der größten Breitenausdehnung der Hemisphären, so daß in der Ansicht von oben seitlich ein schmaler palaeocortikaler Streifen sichtbar ist. Dieser Streifen wird nach caudal zu langsam breiter und vergrößert sich dann kurz vor dem caudalen Hirnpol sehr schnell, während der Neocortex ganz zurückgedrängt wird. Wie beim Igel wird der caudale Hirnpol vom Palaeocortex gebildet.

Beim Maulwurf ist der vordere Teil der palaeo-neocortikalen Grenze durch eine flache, aber stets deutliche Fissura palaeo-neo-

¹ Wir haben diese Untersuchungen in Angriff genommen.

corticalis gekennzeichnet. Die caudale palaeo-neocorticale Grenze verläuft ähnlich wie beim Igel, indem sie nach dorsal und medial einbiegt. Makroskopisch sind für diesen Teil der Grenze keine Anhaltspunkte vorhanden.

Wald- und Zwergspitzmaus: Die Verhältnisse liegen bei den beiden untersuchten Sorexarten so ähnlich, daß sie hier gemeinsam besprochen werden können.

Die Verschmelzung des Pedunculus olf. mit dem darüber liegenden Cortex findet sehr weit lateral und im Vergleich mit den bisher besprochenen Formen auch recht weit dorsal statt. Am Ort der Verschmelzung verläuft an der lateralen Oberfläche ein relativ großes Gefäß. Die p.-n.-Grenze verläuft jedoch anfänglich etwas oberhalb dieses Gefäßes, nähert sich diesem jedoch sehr schnell und deckt sich dann mit dem nach caudal abfallenden Eindruck dieses Gefäßes bis zur Vereinigung mit einem weiteren von rostro-basal aufsteigenden Gefäß. Letzteres markiert die vordere Grenze eines seitlich vorspringenden, bereits makroskopisch beschriebenen Wulstes. Die Stärke der einzelnen Gefäßeindrücke variiert recht erheblich. Die p.-n.-Grenze ist nun in ihrem weiteren Verlauf nach caudal recht gut gekennzeichnet, und zwar 1. durch die flache Einsenkung, die den baso-lateralen Wulst nach oben begrenzt und 2. durch den Gefäßeindruck eines in dieser Senke verlaufenden Gefäßes (Abb. 5a und c). Die Verhältnisse sind hier, wie wir noch sehen werden, wesentlich anders als bei der Wasserspitzmaus. Während der Wulst im caudalen Hirndrittel nach basal ausläuft, steigt die p.-n.-Grenze nach dorsal auf. Anfänglich noch einem kleineren Gefäß folgend, löst sie sich dann von diesem und weist an der Oberfläche keine Anhaltspunkte für ihren weiteren Verlauf mehr auf.

Während die p.-n.-Grenze rostral stets mit einer Einsenkung der ersten zellreichen Schicht (Lamina II) verbunden ist, fehlt diese caudal völlig. Wir sehen hierin eine Parallele zu der Erscheinung, daß auch bei Igel und Maulwurf die F. p.-n. im caudalen Abschnitt verflacht oder ganz fehlt. Interessant dürfte in diesem Zusammenhang sein, daß auch in der Ontogenese des Hundehirns (Herre und Stephan, 1955) die Ausprägung dieser Furche rostral beginnt.

Wir sind also bei Wald- und Zwergspitzmaus in der Lage, zumindest den rostralen Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze makroskopisch abschätzen zu können. Markierungslinien sind hier die Eindrücke oberflächlich verlaufender Gefäße und die obere Grenze eines baso-lateral hervorspringenden Wulstes. Für den

Grenzverlauf im hinteren Hirnabschnitt sind keine makroskopischen Anhaltspunkte vorhanden. Die Beantwortung der Frage, ob der mit der palaeo-neocortikalen Grenze zusammenfallende makroskopisch erkennbare Gefäßeindruck die Bezeichnung *Fissura palaeo-neocorticalis* (*F. rhinalis*) verdient, soll bis nach der nun folgenden Beschreibung der Verhältnisse bei der Wasserspitzmaus zurückgestellt werden.

Wasserspitzmaus: Die makroskopisch sichtbare Wulstgrenze und die Gefäßabdrücke liegen bei der Wasserspitzmaus ähnlich wie bei der Waldspitzmaus. Die im rostralen Hirnabschnitt nach caudal abfallende Gefäßrinne ist jedoch bei der Wasserspitzmaus nicht so deutlich. Wir erkennen in der Seitenansicht (s. Abb. 2c) eine Rinne, die rostral nach kurz ansteigendem Verlauf recht scharf nach caudo-basal und im caudalen Hemisphärendrittel noch einmal nach basal abknickt. Vom caudalen Knick verläuft ein mehr oder weniger deutlicher Eindruck in der Richtung des mittleren Anteils weiter nach caudal. Soweit die makroskopischen Befunde. Es ist nun auf Grund von Schnittserien zu klären, ob die dargestellten Abdrücke mit der p.-n.-Grenze zusammenfallen oder ob letztere einen unabhängigen Verlauf nimmt.

Die erste Verschmelzung des *Pedunculus olf.* mit dem übrigen Gehirn vollzieht sich bei der Wasserspitzmaus sehr weit lateral, so daß die Verschmelzungsfurche sogleich recht flach ist. Der Ort der Verschmelzung entspricht aber nicht der p.-n.-Grenze wie bei der Waldspitzmaus, sondern liegt hier wesentlich mehr basal. Dies könnte natürlich an einer etwas unterschiedlichen Querschnittsrichtung liegen, aber da diese Erscheinung bei allen Schnittserien auftritt, beruht sie wohl doch auf realen Unterschieden. Ich wies in der makroskopischen Betrachtung ja schon darauf hin, daß im rostralen Hirnabschnitt größere anatomische Unterschiede zwischen Wald- und Wasserspitzmaus bestehen. Die Verschmelzungsfurche entspricht auch nicht dem weiter oben beschriebenen rostralen aufsteigenden Ast des lateral imponierenden Gefäßeindrucks, sondern liegt etwas basal von diesem dicht über dem beginnenden *Tuberculum olf.* Sie verstreicht sehr rasch und geht in die basale Höhlung lateral vom *Tuberculum olf.* über. Die p.-n.-Grenze ist oberflächlich nicht markiert. Sie nähert sich in ihrem Verlauf nach caudal zunehmend dem lateral imponierenden Gefäßeindruck, verläuft dann aber nicht, wie bei Waldspitzmaus, in diesem weiter, sondern überkreuzt ihn, um im caudalen Hirnabschnitt noch einmal zu über-

schneiden. Der oben dargestellte laterale Gefäßabdruck entspricht also, von den zwei Kreuzungspunkten abgesehen, in keiner Weise der p.-n.-Grenze. Er kann demnach nicht als F.-p.-n. bezeichnet werden. Makroskopisch ist der Verlauf der p.-n.-Grenze nicht zu erkennen. Sie fällt bei einigen Hemisphären im caudalen aufsteigenden Abschnitt mit einem schwächeren Gefäßabdruck zusammen, doch ist dies, wie die vorhandene Variabilität lehrt, rein zufällig.

Die Gefäßabdrücke beschränken sich zumeist nur auf die Zonalschicht (Lamina I) der Rinde, während die darunterliegenden

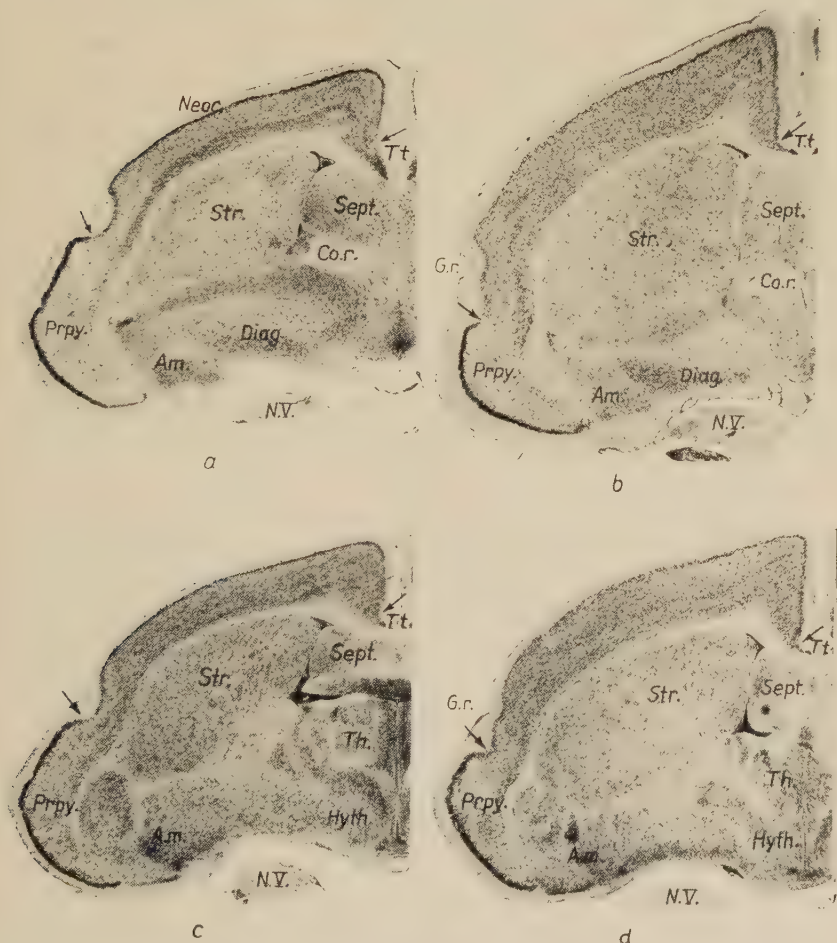


Abb. 5. Querschnitte (20μ dick) durch Gehirne von der Waldspitzmaus (a und c) und der Wasserspitzmaus (b und d). a und b etwas rostral der vorderen Kommissur, c und d in Höhe des beginnenden Thalamus. Alle Schnitte etwa $12\times$ vergrößert. Die Grenzen des Neocortex gegen den Palaeocortex (Prpy) und den Archicortex (Tt) sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Rindenschichten in ihrer Lage nicht beeinflußt werden. Mitunter zeigen sie jedoch ebenfalls eine leichte Einsenkung. Eine deutliche Einsenkung der zellreichen Schichten, ohne daß gleichzeitig die oberflächliche Lamina zonalis ebenfalls eine Einsenkung zeigt, also gerade entgegengesetzte Verhältnisse wie bei den Gefäßeindrücken, finden wir nun aber häufig an der p.-n.-Grenze. Die Lamina zonalis verdickt sich hier und füllt diese Senke der Lamina II (s. Abb. 5b und d). Gut ausgeprägt finden sich solche Erscheinungen aber nur im rostralen Abschnitt der Hemisphären, und da wir auch bei den größeren hier untersuchten Gehirnen die F.-p.-n. stets rostral besser, oder überhaupt nur rostral ausgebildet fanden, ist es naheliegend, anzunehmen, daß es sich bei dieser auftretenden Einsenkung der II. Schicht um eine Vorstufe der F.-p.-n. handelt. Harde (1949) stellte bei Mäusen ähnliche Erscheinungen fest und deutete sie ganz entsprechend. Wir möchten annehmen, daß bei größeren Gehirnen die II. Schicht das Bestreben hat, sich weiter einzutiefen. Die möglichen Ursachen hierfür wurden in vielen Theorien über die Furchenbildung erörtert und sollen hier nicht berührt werden. Es wäre denkbar, daß bei einer weiteren Einsenkung der Lamina II der Verdickung der Lamina zonalis (I) eine Grenze gesetzt ist und es nun zur Bildung einer echten, auch oberflächlich sichtbaren Furche kommt. Die F.-p.-n. scheint also zuerst im rostralen Hirnbereich und hier wiederum nicht an der Oberfläche, sondern in den äußeren zellführenden Schichten aufzutreten.

Wir haben wiederholt auf die große Ähnlichkeit zwischen Wasser- und Waldspitzmausgehirnen hingewiesen. Sie ist wesentlich größer als zwischen Wasser- und Hausspitzmausgehirnen und kann als Ausdruck einer engeren stammesgeschichtlichen Verwandtschaft gewertet werden. Systematisch zählen *Sorex* und *Neomys* zur Unterfamilie *Soricinae*, während *Crocidura* einer anderen Unterfamilie (*Crocidurinae*) angehört (Simpson, 1945). Wir möchten annehmen, daß sich *Neomys* phylogenetisch von *Sorex*-ähnlichen Formen ableitet und ein hervorragendes Merkmal der Weiterdifferenzierung die Anpassung an das Wasserleben ist. Eine solche Anpassung scheint bei Säugetieren stets mit einer Reduktion des Riechapparates verbunden zu sein. Bulbus olf. und die corticalen Riechzentren sind relativ kleiner, die nichtolfaktorischen Cortexzentren, vor allem der Neocortex, relativ größer geworden, wie wir im folgenden noch zeigen werden. Im Zusammenhang damit verschiebt sich die bei der Waldspitzmaus mit der Wulstgrenze zusammenfallende p.-n.-

Grenze weiter nach basal und liegt nun streckenweise auf dem Wulst selbst. Dorsale Teile des bei der Waldspitzmaus völlig palaeocortikalen Wulstes werden nun bei der Wasserspitzmaus vom Neocortex eingenommen. Dadurch werden mögliche makroskopische Anhaltspunkte für den Verlauf der p.-n.-Grenze verwischt.

Das Gehirn der Wasserspitzmaus hat keine echte oberflächlich ausgeprägte Fissura palaeo-neocorticalis. Da die palaeo-neocortikale Grenze auch nicht durch andere Merkmale gekennzeichnet ist, läßt sich ihr Verlauf rein makroskopisch in keiner Weise abschätzen.

Die Verhältnisse bei der Wasserspitzmaus deuten darauf hin, daß die Bildung der F.-p.-n. von Gefäßen unabhängig im Bereich der Lamina II einsetzt, und wir neigen deswegen dazu, auch den übereinstimmenden Verlauf von Gefäß und p.-n.-Grenze bei der Waldspitzmaus als bedeutungslos für die Furchenbildung zu halten. Es ist deswegen unberechtigt, den lateralen Gefäßabdruck bei der Waldspitzmaus als F.-p.-n. zu bezeichnen, dies um so mehr, als die makroskopisch sehr ähnliche Gefäßrinne bei der Wasserspitzmaus zweifellos mit einer solchen Furche nichts zu tun hat. In Fällen, wo wie bei der Waldspitzmaus ein Gefäßabdruck konstant einen Teil der p.-n.-Grenze markiert, wollen wir von einer „Pseudofurche“ im Gegensatz zu einer „echten Furche“ sprechen.

Hausspitzmaus: Die Verschmelzung des Pedunculus olf. mit dem übrigen Gehirn findet weit dorsal und lateral statt, so daß die Verschmelzungsfurche sogleich sehr flach ist. Der Ort der Verschmelzung selbst wird durch ein starkes Gefäß gekennzeichnet. Die p.-n.-Grenze beginnt etwas dorsal von diesem Gefäß, nähert sich diesem dann schnell und verläuft im rostralen Großhirndrittel gemeinsam mit diesem. Dieses Gefäß kann sich dann aufspalten, und die p.-n.-Grenze verläuft dann mit dem unteren Gefäßast weiter. Diese Äste sind jedoch sehr variabel und damit auch die Beziehung der p.-n.-Grenze zu ihnen. So kann z. B. der eben beschriebene Gefäßast, der den mittleren Verlauf der p.-n.-Grenze markieren kann, fehlen. Übereinstimmend wird jedoch der rostrale Verlauf durch ein stärkeres Gefäß markiert. Oberhalb des mittleren Drittels der p.-n.-Grenze findet sich eine flache Grube (s. Abb. 2e), die ähnlich, aber nicht so deutlich wie bei der Waldspitzmaus einen baso-lateralen

hervorspringenden Wulst nach oben begrenzt, hier aber in keiner Beziehung zum Grenzverlauf steht. Die p.-n.-Grenze überschneidet dann in ihrem weiteren Verlauf nach caudal diese Wulstgrenze und biegt stark nach dorsal und medial ein. Es ergeben sich also nur im rostralen Drittel sichere Anhaltspunkte für den Verlauf der p.-n.-Grenze; im mittleren Drittel kann der Verlauf durch ein Gefäß gekennzeichnet sein, während im caudalen Drittel keine makroskopischen Anhaltspunkte gegeben sind. Der Grenzverlauf weist somit einige Ähnlichkeiten zu jenem bei der Waldspitzmaus auf. Die Einsenkung der zellführenden Schichten (Lamina II) ist hier bei der Hausspitzmaus über weite Strecken vorhanden. Sie fehlt nur ganz rostral im Bereich der Verschmelzung des Pedunculus olf. mit dem Neocortex und im caudalen Fünftel des Gehirns, nachdem die p.-n.-Grenze die obere Wulstgrenze überkreuzt hat. Die Einsenkung der zellführenden Schichten wird auch bei der Hausspitzmaus nicht von einer oberflächlichen Einsenkung begleitet, es sei, dort verläuft gleichzeitig ein Gefäß.

Im Gehirn der Hausspitzmaus findet sich keine echte Fissura palaeo-neocorticalis. Rostral wird der Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze durch Gefäße gekennzeichnet, caudal sind keine makroskopischen Anhaltspunkte vorhanden.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die bei Igel und Maulwurf makroskopisch deutlich hervortretenden lateralen Längsfurchen der Fissura palaeo-neocorticalis (F. rhinalis) entsprechen, weil sie während ihres ganzen Verlaufes mit der palaeo-neocortikalen Grenze übereinstimmen. Bei den Spitzmäusen kann diese mikroskopisch feststellbare Grenze mit oberflächlichen Gefäß-eindrücken zusammenfallen. Wir sind der Überzeugung, daß diese Eindrücke nicht als Fissura palaeo-neocorticalis bezeichnet werden können, da ihre Beziehungen zur palaeo-neocortikalen Grenze variabel sein können (Hausspitzmaus) oder bei enger verwandten Formen (Wald- und Wasserspitzmaus) die Lagebeziehungen des Gefäß-eindrucks zur palaeo-neocortikalen Grenze ganz verschieden sein können. Die Verhältnisse bei der Wasserspitzmaus lehren, daß die Bildung der Fissura palaeo-neocorticalis unabhängig von Gefäßen mit einer Einsenkung der ersten zellreichen Schicht (Lamina II) einzusetzen scheint. Es ist zu folgern, daß die von uns untersuchten Spitzmäuse noch keine echte Fissura palaeo-neocorticalis (F. rhinalis) besitzen.

V Cortexmessungen

Nach dieser Kenntnis von Lage und Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze können wir nun mit Hilfe von Cortexmessungen überprüfen, inwieweit sich hieraus Schlüsse auf die relative Cortexzusammensetzung ziehen lassen. Betrachten wir Ansichten von oben und von der Seite, in die die mikroskopisch ermittelten palaeo-neocortikalen Grenzen eingetragen wurden (Abb. 6), so müssen wir nach Lage dieser Grenze der Wasserspitzmaus den relativ größten Neocortex zusprechen. Der palaeocortikale Seitenstreifen ist bei dieser Form in der Ansicht von oben sehr schmal, und in der Ansicht von der Seite dringt die Grenze relativ weit nach unten vor. Ein ebenfalls relativ großer Neocortex scheint dem Maulwurf zuzukommen. Der palaeocortikale Seitenstreifen ist hier etwas stärker sichtbar als bei der Wasserspitzmaus, aber ebenfalls noch sehr schmal und in der Lateralansicht verläuft die palaeo-neocortikale Grenze etwa in halber Höhe. Die übrigen untersuchten Formen Igel, Wald-, Zwerg- und Hausspitzmaus zeigen einen deutlich breiteren palaeocortikalen Seitenstreifen und eine deutlich oberhalb der halben Höhe verlaufende Grenze. Sich innerhalb dieser Formen für eine Reihenfolge zu entscheiden, erscheint sehr schwierig. Allenfalls würde man dem Igel den geringsten neocortikalen Anteil zusprechen wollen.

Nach Lage der palaeo-neocortikalen Grenze im Gehirn der hier untersuchten Insektivoren würden wir folgende Reihenfolge zunehmender Neocortexanteile erwarten können:

Igel
 Wald- ...→ Maulwurf ...→ Wasserspitzmaus
 Haus- spitzmaus

Diese Reihenfolge läßt sich durch exakte Oberflächenmessungen¹ der archi-, palaeo- und neocortikalen Anteile der Großhirnrinde bestätigen, wie Tabelle 2 lehrt.

¹ Über die Technik dieser Oberflächenmessungen an Schnittserien habe ich an anderer Stelle (Stephan, 1954) eingehend berichtet. Es handelt sich im Prinzip um die Ausmessung der Konturen an vergrößerten Querschnitten, nachdem die Feldergrenzen eingetragen wurden. Durch Multiplikation dieser linearen Werte mit dem Abstand zweier benachbarter Arbeitsschnitte erhält man die Oberflächen der auszumessenden Gebiete. Diese Oberflächenmessungen sind bei den vorliegenden lissencephalen Gehirnen ohne größere Fehler. Die intraspezifische Schwankungsbreite der Werte ist recht gering, so daß schon geringe Unterschiede zwischen den Arten als real anzusehen sind.

Tabelle 2 Die relativen Neocortexanteile

Art	Zahl der gemessenen Hemisphären	I (Neo-cortex in % des Palaeo-cortex	Neo-cortex in % des Gesamt-cortex	Palaeo-cortex in % des Gesamt-cortex	Archicortex in % des Gesamt-cortex
Igel.....	6	46,8	25,7	55,1	19,2
Zwergspitzmaus ...	4	52,3	25,4	48,5	26,1
Hausspitzmaus	3	53,4	27,1	50,8	22,1
Waldspitzmaus.....	10	54,7	25,9	47,3	26,8
Maulwurf.....	6	71,5	30,9	43,2	25,9
Wasserspitzmaus ...	6	95,4	36,7	38,5	24,8

In der Tabelle 2 wurden die Arten nach steigendem Index $I = \frac{\text{Neocortex} \cdot 100}{\text{Palaeocortex}}$ geordnet, da sich aus dem Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze diese Beziehung eher abschätzen läßt als der Anteil des Neocortex am Gesamtcortex. Es wird deutlich, daß die relativen Neocortexanteile vor allem bei der Wasserspitzmaus, aber auch beim Maulwurf höher liegen als bei den übrigen Formen. Bei letzteren wechselt die Reihenfolge je nach Bezugsbasis (Palaeocortex oder Gesamtcortex) im Zusammenhang mit dem unterschiedlich großen Archicortex. Diese Formen unterscheiden sich in ihren relativen Neocortexanteilen nur unwesentlich voneinander, und die Schwankungsbreiten der Relativwerte überschneiden sich hier, während sie dies beim Maulwurf und bei der Wasserspitzmaus nach keiner Seite hin tun.

Es ergeben sich aus diesen Messungen deutliche Parallelen zu den Befunden über Lage und Verlauf der palaeo-neocortikalen Grenze (Abb. 6), die ich im folgenden kurz zusammenfassen möchte: Verläuft die p.-n.-Grenze über die dorsale Konvexität derart, daß in der Ansicht von oben ein relativ breiter Streifen palaeocortikaler Rinde sichtbar bleibt (Igel, Wald-, Hausspitzmaus), dann ist der Neocortex etwa halb so groß wie der Palaeocortex. Mit zunehmender relativer Ausdehnung des Neocortex wird die Grenze nach lateral und basal verschoben, und beim Maulwurf ist der Neocortex fast $\frac{3}{4}$ so groß wie der Palaeocortex, bei der Wasserspitzmaus fast ebenso groß. Es sei mir in diesem Zusammenhang erlaubt, einen früheren Befund bei der Ratte (Stephan, 1954) hier mit vorzubringen. Beim Gehirn dieses Tieres ist die dorsale Konvexität rein neocortikal. Der Neocortex greift etwas auf die basale Oberfläche

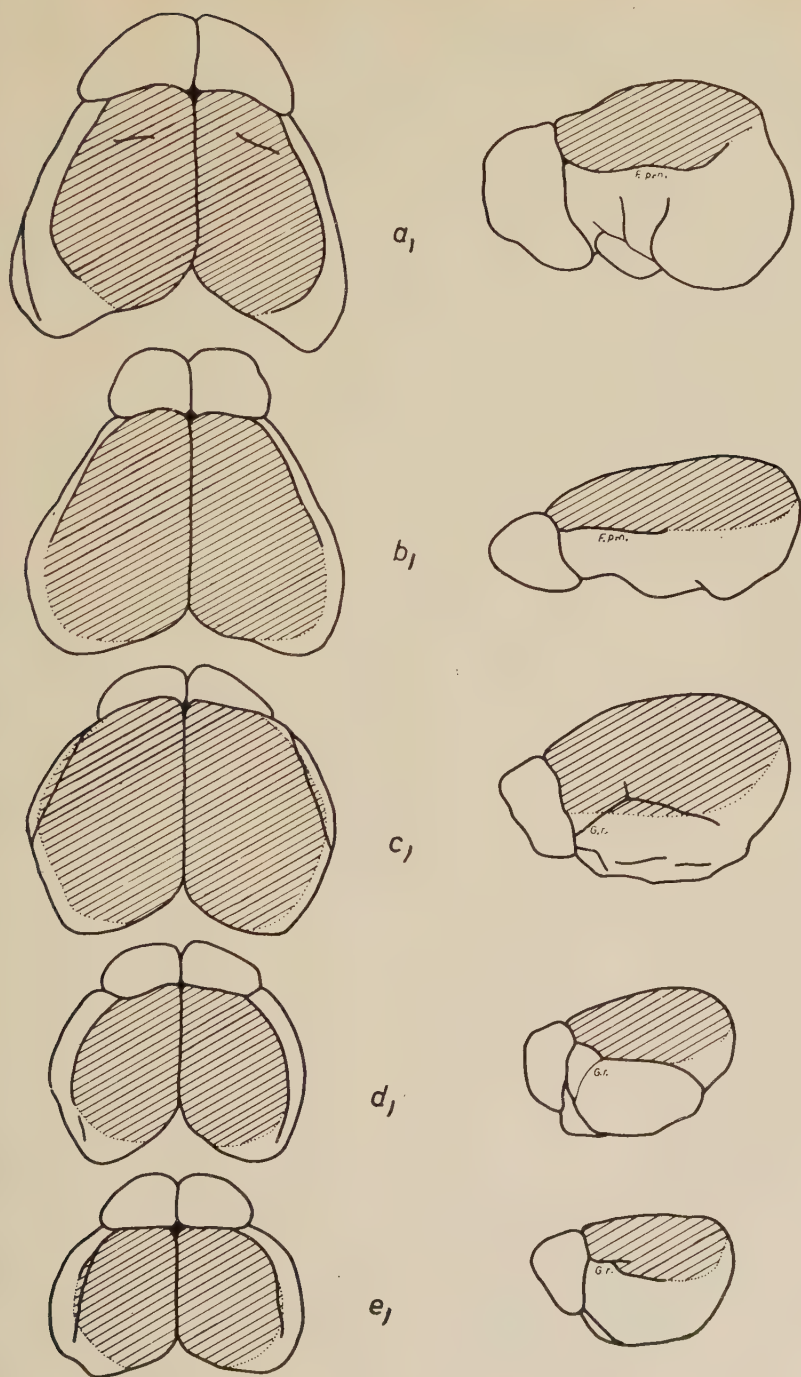


Abb. 6. Ausdehnung des Neocortex (schraffiert) und des Palaeocortex (weiß) in Ansichten von oben und von der Seite. a = Igel; b = Maulwurf; c = Wasserspitzmaus; d = Waldspitzmaus; e = Hausspitzmaus.

über, und in der Basalansicht wird ein schmaler Streifen neocortikaler Rinde lateral sichtbar. Die Oberfläche des Neocortex ist beim Rattengehirn fast $1\frac{1}{2}$ mal so groß wie die des Palaeocortex. Die Ausdehnung des Neocortex geht also parallel mit einer nach basal gerichteten Verschiebung der p.-n.-Grenze. Schon geringe Unterschiede prägen sich ab.

Es ergibt sich also aus den bisherigen Untersuchungen, daß die p.-n.-Grenze, die ja bei höheren Formen bzw. größeren Gehirnen meist durch eine Fissura palaeo-neocorticalis (F. rhinalis) gekennzeichnet ist, ein recht brauchbarer Indikator für die relative Ausdehnung des Neocortex sein kann. In diesem Zusammenhang ist wichtig, daß bei vielen Tieren der F. p.-n. ein sich in den Schädelinnenraum vorwölbendes Jugum des Endocranium (Jugum rhinicum nach Simon) korrespondiert. Am Endocranialausguß imponiert dieses dann als Rinne, wie Simon (1954) auch für den Igel zeigte. T. Edinger (1948) bezeichnet diese Rinne — als hätte sie das Gehirn vor sich — direkt als Fissura rhinalis. Diese Rinne ist bei Ausgüssen fossiler Hirnschädel vielfach deutlich und erlaubt dann auch hier eine ziemlich sichere Abschätzung der relativen Neocortexausdehnung bei diesen Formen. Es ist eine bekannte Tatsache, und T. Edinger hat es an der Pferdereihe demonstriert, daß sich in der Phylogenese das Großhirn und hierin besonders der Neocortex progressiv entwickelt. Die höchsten Nervenzentren, denn diese beherbergt der Neocortex, werden ausgedehnter und differenzierter. Dagegen wird der Palaeocortex, der hauptsächlich Zentren des Geruchssinnes beherbergt, relativ kleiner. Während der phylogenetischen Entwicklung der verschiedenen Formen wird sich also der oben dargestellte Index Neocortex : Palaeocortex progressiv vergrößern, und man könnte versucht sein, ihn auch beim Vergleich der rezenten Formen als einen Maßstab für die Ranghöhe werten zu wollen, da er einen Maßstab für die Ausbildungshöhe der höchsten Nervenzentren darstellt. Wir wollen im folgenden Abschnitt untersuchen, inwieweit dies möglich ist.

Bei der Bestimmung der Ranghöhe einer Tierform nimmt das Gehirn eine zentrale Stellung ein. Unter den zahlreichen Versuchen, aus Merkmalen des Gehirns eine Rangordnung der Formen zu erschließen (Snell, 1892; Dubois, 1897, 1930; Anthony, 1938; Portmann, 1946, 1947; Grünthal, 1948; Wirz, 1950; Schuchardt, 1951, und Malthaner, 1953), sind solche am höchsten zu bewerten, die den Ausbildungsgrad der höchsten Nervenzentren

erfassen, nach Portmann den Grad der Cerebralisation einer Art. Portmann hat hierfür eine quantitative Methode ausgearbeitet, die von ihm für Vögel und von Wirz für Säugetiere in Anwendung gebracht wurde. Portmann sondert das Gehirn in Elementarapparat (Stammrest) und in höhere Integrationszentren (Neopallium, Rhinencephalon und Cerebellum)¹.

Der niedrigste Stammrestwert, bezogen auf das Körpergewicht, kommt unter den Säugetieren den Insektivoren zu. Wirz konstruiert aus den Stammrestwerten von Wasserspitzmaus, Maulwurf und Igel eine Gerade, auf der „liegt für jede Körpergröße ein bestimmter Stammrest, derjenige Wert nämlich, den ein Tier als eigenen Stammrestwert besäße, wenn es zu den Insektivoren gehören würde. Diese Stammrestwerte nennen wir Grundzahlen. Tiere gleicher Körpergröße haben eine gleiche Grundzahl“ (Wirz, 1950, S. 153).

Das höchste Integrationszentrum des Säugetiergehirns ist der Neocortex (Neopallium), und so betrachtet Wirz den Neopalliumindex (Neopalliumgewicht : Grundzahl) als das oberste Kriterium der Cerebralisation einer Tierform. Daneben interessiert hier besonders der Riechhirnindex und weiterhin dieser in Prozent des Neopalliumindex. Besonders die letzte Beziehung müßte ähnliche Werte ergeben wie die Relation Palaeocortex : Neocortex (Tab. 4), da das von Wirz präparierte Riechhirn ziemlich genau unserem Palaeocortex entspricht. Die Beziehung Riechhirn : Neopallium bietet nach Portmann „eine erwünschte Präzision für die bei Säugern

Tabelle 3 Indices nach Wirz

	Neopallium Index	Riechhirn Index	Riechhirn- index in % des Neopallium- index
Soricidae (Wasserspitzmaus) ..	0,759	0,347	45,6
Talpidae (Maulwurf)	1,13	1,38	123,0
Erinaceidae (Igel)	0,776	1,82	234,0

¹ Diese Begriffe decken sich nicht mit dem Palaeencephalon und Neencephalon Ludwig Edingers, da letzteres nur Neopallium und Cerebellum enthält, während das sog. Rhinencephalon mit dem Resthirn zum Palaeencephalon zusammengefaßt wurde.

so wichtige Unterscheidung von archaischen makrosmatischen und evoluierten mikrosmatischen Typen“ (1952, S. 257)¹.

Die Reihenfolge nach den Neopalliumindices von Wirz ordnet den Igel deutlich tiefer ein als den Maulwurf, stimmt also darin mit unseren eigenen Befunden überein. Sehr unterschiedlich ist dagegen die Stellung der Wasserspitzmaus, die von Wirz als Repräsentant der Soriciden herangezogen wurde. Der Grund dieser unterschiedlichen Stellung scheint ein zweifacher zu sein:

1. konnten wir nachweisen, daß es gerade bei der Wasserspitzmaus nicht möglich ist, die Grenze zwischen Neocortex und Allocortex bzw. Palaeocortex makroskopisch zu bestimmen. Das Trennen und Abpräparieren dieser Hirnteile (wie es den Feststellungen von Wirz zugrunde liegt) ist somit mit besonders großen Fehlermöglichkeiten behaftet. Dies wird deutlich, wenn wir den Riechhirnindex in % des Neopalliumindex nach Wirz vergleichen mit einer eigenen Berechnung: Palaeocortexoberfläche in % der Neocortexoberfläche (Tab. 4). Während Igel und Maulwurf bei Anwendung einer so verschiedenen Methodik recht gute Übereinstimmung zeigen, liegt der Wert für die Wasserspitzmaus bei Wirz sehr viel tiefer.

Tabelle 4

	Riechhirnindex in % des Neopalliumindex (Wirz)	Palaeocortex- oberfläche in % der Neocortex- oberfläche
Igel.....	234,0	214
Maulwurf.....	123,0	140
Wasserspitzmaus	45,6	105

2. Der wesentlichere Grund scheint aber folgender zu sein: Wir werden in der 2. Mitteilung (Stephan, 1956) darlegen, daß eine Verschiebung des Verhältnisses Neocortex: Palaeocortex sowohl durch einen sich vergrößernden Neocortex als auch durch einen

¹ Diese Beziehung ist jedoch nicht nur vom Ausbildungsgrad des Riechhirns, sondern auch von dem des Neocortex (Neopallium) abhängig. Wirz grenzt alle solche Formen als makrosmatisch ab, „bei welchen das Riechhirn im Prozent des Neopallium ausgedrückt größer als 15 ist“ (1950, S. 160). Wir halten diese Methode nicht für glücklich, da dann viele Formen (z. B. alle Carnivoren und Ungulaten) trotz der teilweise sehr starken Ausprägung des Riechapparates mikrosmatisch sind, nur weil sie einen relativ großen Neocortex haben.

sich verkleinernden Palaeocortex gleichsinnig beeinflußt werden kann, und wir können für die Wasserspitzmaus wahrscheinlich machen, daß hier vor allem der Palaeocortex infolge einer Reduktion des Riechsystems gemindert wird. Wir führen diese auf eine Anpassung an das Wasserleben zurück, wie sie sich ähnlich auch bei anderen Wassersäugetieren auswirkt¹. Der relative Neocortexanteil wird dann größer, ohne daß eine Zunahme des Neocortex eingetreten sein muß. Die Untersuchungen von Wirz scheinen diese Annahme zu bestätigen. Wirz bezieht sowohl Neopallium als auch Riechhirn getrennt auf einen von beiden weitgehend unabhängigen Stammrestwert. Der Igel hat einen kleinen Neopalliumindex bei großem Riechhirnindex, der Maulwurf einen größeren Neopalliumindex bei kleinerem Riechhirnindex (Tab. 3). Dies spricht für eine größere Ranghöhe des Maulwurfs. Die Wasserspitzmaus dagegen hat einen gleichen Neopalliumindex wie der Igel, aber einen wesentlich kleineren Riechhirnindex. Dies weist m. E. ebenfalls darauf hin, daß die Verschiebung der Relation Neocortex : Palaeocortex in diesem Fall überwiegend auf eine Verkleinerung des Palaeocortex zurückzuführen ist². Die Wasserspitzmaus besitzt zwar im Vergleich zu den terrestrischen Spitzmäusen (die wir für die primären Formen halten) ein sekundär fortentwickeltes Gehirn, aber nicht, oder nur geringfügig im Sinne einer Zunahme der höchsten Nervenzentren, also nicht im Sinne einer gesteigerten Cerebralisation.

Bereits die wenigen hier untersuchten Formen erlauben eine Stellungnahme zu der weiter vorn aufgeworfenen Frage, ob der Index Neocortex : Palaeocortex ohne Einschränkung als Maßstab für die Ranghöhe einer Form gewertet werden kann. Die Ver-

¹ Bemerkenswert ist, daß wir solche Rückbildung des Riechsystems bereits bei den primitiven, makrosmatischen Insektivoren nachweisen können. Es wäre von hohem Interesse, noch stärker an das Wasserleben angepasste Insektivoren wie z. B. Otterspitzmäuse (Potamogale) und Bisamspitzmäuse (Desmana) zu untersuchen.

² Wir haben den Vergleich Igel : Wasserspitzmaus gewählt, da Wirz die Waldspitzmaus nicht untersucht hat. Die weiter vorn wiederholt hervor gehobene Ähnlichkeit der Hirnform deutet darauf hin, daß sich die Wasserspitzmaus aus sorexähnlichen Formen herausdifferenziert hat. Nach unseren eigenen Untersuchungen steht nun die Waldspitzmaus in den hier untersuchten Merkmalen dem Igel wesentlich näher als der Wasserspitzmaus, so daß der Vergleich Igel : Wasserspitzmaus für die vorliegende Fragestellung gerechtfertigt erscheint. Wirz sollte nicht an Hand der Untersuchungen an der Wasserspitzmaus auf ein allgemeines Soricidenmerkmal schließen, da diese Form besonders im Riechhirnindex atypisch zu sein scheint.

hältnisse bei der Wasserspitzmaus geben Anlaß zu Einschränkungen, die ich folgendermaßen zusammenfassen möchte: Eine Zunahme des Index Neocortex: Palaeocortex kann nicht nur durch eine Vergrößerung des Neocortex (im Sinne einer gesteigerten Cerebralisation), sondern auch durch eine Reduktion des Riechhirns, dessen Zentren im Palaeocortex liegen, ausgelöst werden. Solche Rückbildungen können normalerweise ebenfalls der Ausdruck der Höherentwicklung des Gehirns sein (z. B. bei Primaten), da ein Teil der Funktionen des primitiven Riechsinnes von höheren Sinnesystemen (optisch, akustisch) übernommen wird, sie können aber besonders stark ausgeprägt in Erscheinung treten. Wir kennen besonders starke Rückbildungen des Riechsystems bei den Wassersäugetieren als Folge einer Anpassung an das Wasserleben, aber nach Wirz hat auch der Schimpanse einen deutlich geringeren Riechhirnindex als der Mensch. Es kommen also spezielle Differenzierungen vor, die sich einer eindeutigen Abhängigkeit der Höhe des von uns ermittelten Index von der Ranghöhe einer Tierform nicht einpassen. Wir halten es daher für unzweckmäßig, allein auf Grund des relativen Neocortexanteils einen weiteren selbständigen Rangordnungsversuch unternehmen zu wollen. Wir betrachten die hier vorgelegten Werte als brauchbare Ergänzung für bisherige Rangordnungsversuche, vor allem für die Indexberechnungen nach Portmann und Wirz. Daß sie hier gute Beiträge zu geben imstande sind, habe ich am Beispiel der Wasserspitzmaus gezeigt, wo für eine makroskopische Trennung der Hirnteile keine Anhaltspunkte vorhanden sind.

VI Ergebnisse

Die Gehirne einheimischer Insektivoren werden makroskopisch beschrieben und die besonderen Merkmale der einzelnen Spezies hervorgehoben.

Die palaeo-neocortikale Grenze wird nur bei Igel und Maulwurf durch eine makroskopisch erkennbare laterale Längsfurche (Fissura palaeo-neocorticalis = F. rhinalis) gekennzeichnet. Beim Maulwurf beschränkt sich diese auf den rostralen Hemisphärenabschnitt, während sie sich beim Igel bis nahe an die caudale Hemisphärenkante erstreckt. Da jedoch auch bei dieser Form eine eindeutige Vallecula Sylvii fehlt, ist die bei höher differenzierten Gehirnen mögliche Untergliederung dieser Furche in eine Pars oralis und eine Pars caudalis hier nicht durchführbar. Bei den Soriciden ist eine

makroskopische Grenzfurche nicht vorhanden, bei der Waldspitzmaus wird eine solche durch einen Gefäßeindruck vorgetäuscht.

Zur Bestimmung der Grenze zwischen Palaeo- und Neocortex wurde eine mikroskopische Untersuchung an Querschnittserien vorgenommen. Die Feststellung der Grenze war stets mit Sicherheit möglich. Aus der Lage der Grenze lassen sich Rückschlüsse auf die relative Zusammensetzung der Hemisphärenrinde ziehen, wie sich durch exakte Ausmessung der Oberflächen nachweisen läßt. Hoher Grenzverlauf deutet auf geringen Neocortexanteil hin und umgekehrt.

Die Zusammensetzung der Oberfläche aus Palaeo- und Neocortex wird durch folgenden Index zum Ausdruck gebracht:

$$I = \frac{\text{Neocortex} \cdot 100}{\text{Palaeocortex}}.$$

Der Index beträgt für den Igel 46,8, für den Maulwurf 71,5 und für die Wasserspitzmaus 95,4. Das besagt, daß bei der letztgenannten Form der Neocortex fast dieselbe Ausdehnung hat wie der Palaeocortex, während er beim Igel nur knapp halb so groß ist. Im allgemeinen zeigt die Höhe des Index den Ausbildungsgrad der höheren Zentren des Gehirns an, da in ihm die relative Größe des Neocortex zum Ausdruck gebracht wird. Es gibt jedoch Arten, bei denen Anpassungserscheinungen mit einer besonders starken Reduktion des Riechsystems, dessen Zentren vorwiegend im Palaeocortex liegen, einhergehen, z. B. bei der Anpassung an das Wasserleben. Der höhere Neocortexanteil solcher Formen (wir nehmen an, daß die Wasserspitzmaus hierher gehört) ist dann nicht uneingeschränkt im Sinne einer höheren Cerebralisation zu werten. Wir möchten deswegen den von uns vorgelegten Index nicht zu einem selbständigen Rangordnungsversuch verwenden, sondern wir betrachten ihn als brauchbare Ergänzung für bestehende Rangordnungsversuche, vor allem für die Indexberechnungen von Portmann und Wirz.

Zusammenfassung

Die palaeo-neocortikale Grenze der beschriebenen Gehirne einheimischer Insektivoren ist nur bei Igel und Maulwurf durch eine Fissura palaeo-neocorticalis (F. rhinalis) gekennzeichnet. Aus der Lage der nur mikroskopisch bestimmbaren Grenze lassen sich Rückschlüsse auf die relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche

ziehen, wie durch metrische Untersuchungen nachgewiesen wird. Die relative Cortexzusammensetzung kann ein recht brauchbarer Indikator für die Ranghöhe beim Vergleich verschiedener Formen sein, eignet sich jedoch nicht für einen selbständigen Rangordnungsversuch, da sie speziell bei Anpassung an das Wasserleben stärkere Verschiebungen erfährt.

VII Schrifttum

Ärnäck-Christie-Linde, A.: Zur Anatomie des Gehirns niederer Säugetiere. *Anat. Anz.* **18** (1900) 8–16. — Ärnäck-Christie-Linde, A.: Der Bau der Soriceiden und ihre Beziehung zu anderen Säugetieren. *Morphol. Jb.* **36** (1907) 463. — Anthony, R.: *Bull. Soc. Anthropol. Paris, Série 8*, **9** (1938) 251. Zit. nach Wirz, 1950. — Beccari, N.: *Neurologia Comparata*. Florenz (1943). — Bolk, L.: *Das Cerebellum der Säugetiere*. Jena (1906). — Bradley, O. Ch.: On the development and homology of the mammalian cerebellar fissures. *J. Anat. and Physiol., N. S.*, Vol. **17** (1903), 112–130 and 221–240. — Brodmann, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig (1909). — Clark, W. E. Le Gros: *The Brain of the Insectivora*. *Proc. Zool. Soc. London* (1932), 975–1013. — Diepen, R.: Über Lage- und Formveränderungen des Hypothalamus und des Infundibulum in Phylogenese und Ontogenese. *Dtsch. Zt. Nervenheilkunde* **159**, 1948, 340 bis 358. — Dubois, E.: Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergröße bei den Säugetieren. *Arch. f. Anthr.* **25** (1897) 1–28. — Dubois, E.: Die phylogenetische Großhirnzunahme autonome Vervollkommenung der animalen Funktionen. *Biologia generalis* **6** (1930) 247–292. — Eddinger, T.: Evolution of the horse brain. *Geol. Soc. of America, Memoir* **25** (1948). — Elliot Smith, G.: Notes on the brain of Macroscelides and other Insectivora, *Journ. Linn. Soc. Zool.* **28** (1900–1903), 443. — Elliot Smith, G.: Descriptive and illustrated catalogue of the physiological series of comparative anatomy contained in the museum of the Royal College of Surgeons of England **2**, London (1902). — Flatau, E., und L. Jacobsohn: *Handbuch der Anatomie und vergl. Anat. des Zentralnervensystems der Säugetiere*. Berlin (1899). — Ganser, S.: Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphol. Jb.* **7** (1882) 591–725. — Grünthal, E.: Zur Frage der Entstehung des Menschenhirns. *Monatsschr. Psychiat. und Neurol.* **115** (1948) 129–160. — Haller, B.: Beiträge zur Phylogenese des Großhirns der Säugetiere. *Arch. mikr. Anat. Entwickl.-Gesch.* **69** (1906), 117–222. — Harde, K. W.: Das postnatale Wachstum cytoarchitektonischer Einheiten im Großhirn der weißen Maus. *Zool. Jb. Anat.* **70** (1949), 225. — Herre, W., und H. Stephan: Zur postnatalen Morphogenese des Hirns verschiedener Hundrassen. *Morphol. Jb.* **96** (1955) 210–264. — Hochstetter, F.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns, I. Teil. Wien und Leipzig (1919). — Höfer, H.: Die Palaeoneurologie als Weg zur Erforschung der Evolution des Gehirns. *Naturw.* (1953), 566–569. — Hofer, H.: Über Gehirn

und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. *Grandidier* (Lemuroidea) nebst Bemerkungen über einige aiorrhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. Zt. wiss. Zool. **157** (1953), 220–284. — Hofer, H.: Beobachtungen am Hirnrelief der Außenfläche des Schädels, am Endokranium und der Hirnform des südamerikanischen Nachtaffen (*Aotes*, *Ceboidea*). Ber. Oberhess. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Gießen. Neue Folge. Naturwiss. Abt. **27** (1954), 90–110. — Hofer, H.: Kraniocerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. *Homo* **5** (1954) 52–72. — Larsell, O.: The development and the morphology of the cerebellum of the opossum. *J. Comp. Neur.* **63** (1936), 65–94 und 251–291. — Larsell, O.: The morphogenesis and adult pattern of the lobules and fissures of the cerebellum of the white rat. *J. Comp. Neur.* **97** (1952), 281–356. — Leche, W.: Ein eigenartiges Säugetierhirn nebst Bemerkungen über den Hirnbau der Insektivora. *Anat. Anz.* **26** (1905), 577–589. — Malthaner, H.: Der Komparabilwert des Gehirnes und die Methoden zur Bestimmung der Ranghöhe von Wirbeltieren. *Säugetierkundliche Mitteilungen* **1** (1953), 5–8. — Portmann, A.: Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. I und II. *Alauda* **14** (1946), 2–20 und *Alauda* **15** (1947), 1–15. — Portmann, A.: Die allgemeine biologische Bedeutung der Cerebralisations-Studien. *Bull. Schweiz. Akad. Med. Wissensch.* **8** (1952), 253–262. — Remane, A.: Die Geschichte der Tiere. In: *Die Evolution der Organismen*. Herausgeg. von G. Heberer, Stuttgart (1954). — Schuchardt, E.: Der „Index der Schädelbasismitte“ in der Phylogenese. *Zt. Morphol. Anthropol.* **43** (1951), 61–72. — Schuchardt, E.: Über Wachstumsrelationen an Schädel und Gehirn von Säugetieren in Ontogenese und Phylogenese. *Zt. Morphol. Anthropol.* **45** (1952), 73–134. — Simon, E.: Vordere und mittlere Schädelgrube bei den Laboratoriums- und Haussäugetieren. 1. Mitteilung. *Acta Anat.* **22** (1954), 97–127. — Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85**, New York (1945). — Snell, O.: Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. f. Psych.* **23** (1892), 436–446. — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. *Allg. Z. Psychiatr.* **125** (1949), 166–177. — Spatz, H.: Menschwerdung und Gehirnentwicklung. *Nachr. Gießener Hochschulg.* **20** (1950), 32–55. — Spatz, H.: Neues über die Verknüpfung von Hypophyse und Hypothalamus. *Acta Neurovegetativa* **3** (1951), 5–49. — Spatz, H.: Neues über das Hypophysen-Hypothalamus-System und die Regelung der Sexualfunktion. *Regensburger Jahrbuch f. ärztliche Fortbildung* **2** (1952), 311–332. — Spatz, H., R. Diepen und V. Gaupp. Zur Anatomie des Infundibulum und des Tuber cinereum beim Kaninchen. *Dtsch. Zt. Nervenheilkunde* **159** (1948), 229–268. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Hausform von *Epimys norvegicus* Erxl. *Morphol. Jb.* **93** (1954), 425–471. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren. III. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Gefangenschaftsfüchsen. *Biologisches Zentralblatt* **73** (1954), 96–115. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. II. Oberflächenmessungen am Allocortex im Hinblick

auf funktionelle und phylogenetische Probleme. *Morphol. Jb.* **97** (1956). — Wirz, K.: Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. *Acta Anat.* **9** (1950), 134—196. — Wislocki, G. B., and E. H. Leduc: The cytology of the subcommissural organ, Reissners fiber, periventricular glial cells and posterior collicular recess of the rat's brain. *J. comp. Neur.* **101** (1954), 283—309. — Wislocki, G. B., and T. J. Putnam: Note on the anatomy of the area postrema. *Anat. Rec.* **19** (1920), 281—286. — Ziehen, Th.: Das Zentralnervensystem der Monotremen und Marsupialier. Aus Semon, *Zoologische Forschungsreisen Jena* (1897). —

*Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung
in Gießen (Prof. Spatz) und dem Edinger-Institut der Universität Frankfurt
(Prof. Krücke)*

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen

II. Oberflächenmessungen am Allocortex im Hinblick auf funktionelle und phylogenetische Probleme¹

Von

Heinz Stephan, Gießen

mit 2 Textabbildungen

I	Einleitung	123
II	Material und Methodik	125
III	Die relative Zusammensetzung der Oberflächen des Allocortex und seiner Teilgebiete	129
IV	Funktionelle Erörterungen	134
V	Phylogenetische Erwägungen	138
VI	Ergebnisse	141
VII	Schrifttum	142

I Einleitung

Die zentrale Bedeutung der Insektivoren für phylogenetische Fragestellungen wurde in der Einleitung zum 1. Teil dieser Untersuchungen hervorgehoben. Alle plazentalen Säugetiere wurzeln in Insektivoren, und für einzelne Gruppen, wie z. B. für Primaten, wird angenommen, daß diese Wurzel in der Nähe der Erinaceiden liegt (Simpson, 1945; Le Gros Clark, 1950). Von dieser gemein-

¹ Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft hergestellt.

samen Wurzel haben sich die rezenten Erinaceiden nur sehr wenig, die Primaten dagegen mehr oder weniger weit entfernt. Der Vergleich zwischen einem Igel (hier *Erinaceus europaeus*) und einem Affen (hier *Aotes spec.*) vermag also die Umbildung eines Merkmals bzw. Organs oder Organteils in einer annähernd echten phylogenetischen Evolutionsreihe widerzuspiegeln¹. Für andere Formengruppen sind Einzelheiten über die insektivoren Ursprungstypen nicht bekannt. Hier müssen wir, um die phylogenetische Veränderung von Merkmalen erschließen zu können, mit der möglichst vollständigen Breite der Abwandlungsmöglichkeiten dieses Merkmals bei Insektivoren vergleichen. Bisher konnten jedoch wegen der schwierigen Materialbeschaffung nur Vertreter der heimischen Insektivorengattungen untersucht werden.

Der Allocortex beherbergt die cortikalen Zentren des Geruchssinnes, doch ist besonders in letzter Zeit auf Grund anatomischer und physiologischer Untersuchungen darauf hingewiesen worden, daß große Teile des Allocortex sicherlich nicht als Riechzentren (auch nicht höherer Ordnung) anzusprechen sind, sondern vorwiegend anderen, zumeist noch unbekannten Funktionen dienen. Die meisten primitiven Säugetiere, wie z. B. die Insektivoren, sind Makrosmatiker, d. h., im Rahmen der gesamten Beziehungen dieser Tiere zur Umwelt ist der Geruchssinn von zentraler Bedeutung. Diese zentrale Stellung wird bei höheren Säugetieren mehr oder weniger aufgegeben, am meisten bei den Primaten und manchen Wassersäugetieren, die dann als Mikrosmatiker bzw. Anosmatiker bezeichnet werden. Vergleichen wir nun den Allocortex von Makrosmatikern und Mikrosmatikern miteinander und trifft die Annahme zu, daß dieser nur teilweise in das Riechsystem eingeschaltet ist, dann ist zu erwarten, daß bei Mikrosmatikern in erster Linie die allocortikalen Zentren reduziert sind, die als wirkliche Riechzentren angesprochen werden können, also als Zentren, deren Afferenzen

¹ Leider fehlen uns bisher noch so wichtige Zwischenformen wie Tupaja und Halbaffen, doch ist im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen der aus funktionellen Erwägungen vorgenommene Sprung über eine große Evolutionsstrecke berechtigt, da die Frage nach dem zeitlichen Ablauf und dem phylogenetischen Modus der in dieser Evolutionsstrecke einsetzenden Veränderungen des Allocortex, die schließlich *Aotes* kennzeichnen, zurückgestellt wird. Betreffs der phylogenetischen Stellung von *Aotes* und einiger Einzelheiten des Gehirns verweise ich auf die kürzlich erschienene Arbeit von Hofer (1954).

vorwiegend olfaktorischer Natur sind. Wir können umgekehrt aber auch schließen, daß Teilgebiete des Allocortex, die sich zum Mikrosmatiker nicht zurückbilden, nicht oder zumindest nicht überwiegend mit der Riechfunktion zu tun haben. Ein exakter Größenvergleich als Beitrag zur Lösung dieser Frage wird hier vorgelegt¹.

Während in der ersten Mitteilung über diese vergleichend-anatomischen Studien an Insektivorengehirnen einige Eigenarten des Gesamthirns, vor allem die palaeo-neocortikale Grenze und die relativen Anteile von Iso- und Allocortex am Gesamtcortex im Vordergrund standen, ist es das Ziel dieses vorliegenden 2. Teils, die quantitative Zusammensetzung des Allocortex zu erforschen. Der Vergleich mit einem Affen (*Aotes spec.*) dient einem ersten Ausblick auf phylogenetische Veränderungen und erlaubt eine Stellungnahme zur Frage, welche Zentren des Allocortex zum Riechsystem gehören und welche nicht.

II Material und Methodik

Von Vertretern aller in Deutschland heimischen Insektivorengattungen wurden Gehirne adulter Tiere zur Ausmessung herangezogen, und zwar 10 Hemisphären der Waldspitzmaus (*Sorex araneus*), je 6 von Igel (*Erinaceus europaeus*), Maulwurf (*Talpa europaea*) und Wasserspitzmaus (*Crossopus fodiens*), 4 Hemisphären von der Zwergspitzmaus (*Sorex minutus*) und 3 von der Hausspitzmaus (*Crocidura russula*). Die Tiere wurden teils in Schleswig-Holstein in der Umgebung von Kiel, teils in Hessen in der Umgebung von Gießen in freier Wildbahn gefangen. Der Nachtaffe (*Aotes spec.*) stammt aus dem Tierhandel. Hier wurden die Cortexoberflächen beider Hemisphären des Gehirns vermessen. Die Methodik der Oberflächenausmessung an Schnittserien wurde an anderer Stelle (Stephan, 1954) eingehend dargestellt, so daß wir uns hier auf das Prinzipielle beschränken können.

Die mit Kresylechtviolett gefärbten 20μ dicken Schnitte wurden bei den kleineren Spitzmaus- und Maulwurfgehirnen 20fach, bei den größeren Igelgehirnen 10fach vergrößert gezeichnet und die mikroskopisch erarbeiteten Feldergrenzen in diese Zeichnungen über-

¹ Ansätze zu einem ähnlichen Vergleich finden sich bereits in einer Arbeit von St. Rose (1927), die jedoch methodisch nicht einwandfrei ist. Mit der dort angewandten Bedeckungsmethode lassen sich die allocortikalen Zentren nicht vollständig erfassen.

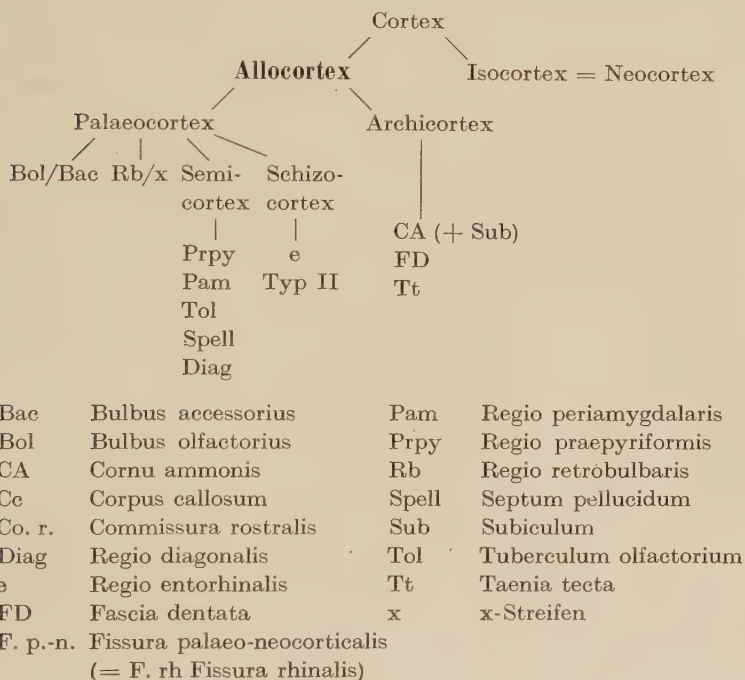
tragen. Mit Hilfe des Kurvimeters werden die Konturen der ersten zellführenden Schicht (stets die Schicht, die auf die Lamina zonalis folgt) für jedes einzelne Feld ausgemessen, summiert und dann mit dem Abstand zweier benachbarter Arbeitsschnitte multipliziert. Man findet so die Oberfläche für das betreffende Areal. Der Abstand der Arbeitsschnitte wurde je nach Größe des Gehirns so gewählt, daß pro Gehirn ca. 120 Schnitte zur Ausmessung kamen.

Stärkere Fehlerquellen sind bei dieser Schnittserienmethode immer dann vorhanden, wenn die Rindenoberfläche nicht senkrecht durchschnitten wird, also vor allem an den Polen. Die hier ermittelten Werte sind stets etwas zu klein. Die Fehler sind also gerichtet und fallen bei einem Vergleich der recht ähnlichen lissencephalen Insektivorengehirne kaum ins Gewicht. Etwas stärker ist dagegen der Fehler bei der Ausmessung des Neocortex beim Nachtaffen, da hier die nicht senkrechte Schnittführung durch die Oberfläche in schräg verlaufenden Furchen die Differenz zwischen wirklicher und ausgemessener Oberfläche noch verstärkt, ebenfalls derart, daß zu kleine Werte ermittelt werden. Da sich diese Fehlerquelle nur sehr schwer ausschalten läßt, müssen wir sie in Kauf nehmen, werden jedoch an geeigneten Stellen darauf hinweisen.

Für die Bezeichnung der Felder wurde die Nomenklatur von Rose (1926) übernommen; die Feldergrenzen wurden nach den dort angegebenen Gesichtspunkten bestimmt. Für die Zusammenordnung der Einzelfelder innerhalb des Allocortex wurde aber von der von Rose angegebenen Gliederung in wesentlichen Punkten abgewichen, weil hier funktionelle Gesichtspunkte in den Vordergrund gerückt werden, während Rose die Felder nach morphogenetischer Ähnlichkeit zusammenordnete. Wir lehnen uns in unserer Bezeichnung teils an Vogt (Isocortex-Allocortex), teils an Edinger (Neocortex-Palaeocortex-Archicortex) an. Isocortex und Neocortex sind miteinander identisch, während Palaeocortex und Archicortex zusammen den Allocortex bilden.

Die von Rose mit der Ammonsformation (= Archicortex) zum Holocortex bistratificatus vereinigte Regio retrobulbaris wird von diesem getrennt und zum Palaeocortex gestellt, da sie innige funktionelle Beziehungen zu Teilen des palaeocortikalen Semicortex hat. Der der Regio retrobulbaris aufliegende x-Streifen (so bezeichnet nach Popoff, 1929) wurde von Rose nicht erfaßt. Wir haben ihn getrennt ausgemessen und der Regio retrobulbaris zugeschlagen. Ebenfalls zum Palaeocortex gerechnet werden der Bulbus olfac-

torius¹ und der bei Insektivoren nur sehr schwach ausgeprägte Bulbus accessorius. Wir folgen hierin ebenfalls einer Maßnahme von Popoff deswegen, weil wir so den Bulbus mit den übrigen Strukturen des Allocortex besser quantitativ vergleichen können. Das Subiculum haben wir vom Ammonshorn nicht getrennt. Im Typ II wurden alle nicht entorhinalen Felder des Schizocortex (Regio perirhinalis, prae- und parasubicularis) zusammengefaßt. Wir gliedern den Allocortex also folgendermaßen:



M. Rose legte 1912 cytoarchitektonische Gliederungen der Rinde des Maulwurf- und Waldspitzmausgehirns und 1926 des Igelgehirns vor. Letztere bestätigte weitgehend die von Brodmann (1909) am gleichen Tier durchgeführte Gliederung. Erstmalig wird nun hier zum Zwecke der quantitativen Erfassung auch eine Gliederung des Cortex bei Zwerg-, Haus- und Wasserspitzmaus durchgeführt. Die Lagebeziehungen der Felder stimmen bei allen Formen weitgehend überein, so daß wir uns darauf beschränken können, sie am größten

¹ Im Bulbus olfactorius wurde die funktionell wichtige Mitralzellschicht ausgemessen. Diese ist stets klar gekennzeichnet und wird bei der Präparation weniger leicht beschädigt als die Außenschichten.

der Objekte, dem Gehirn des Igels, zu demonstrieren (s. Abb. 1). Ebenso wollen wir hier auf die cytoarchitektonischen Merkmale der Felder nicht eingehen, sondern diese, soweit sie von Brodmann und Rose noch nicht beschrieben sind, in einer späteren Arbeit zu-

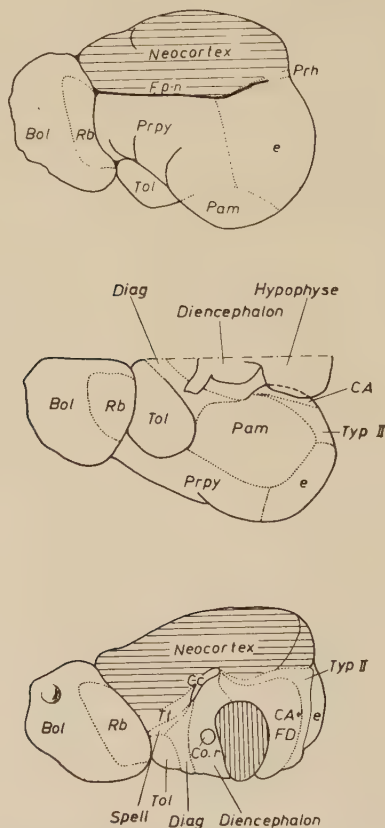


Abb. 1. Cytoarchitektonische Gliederung des Allocortex beim Igel. a = von lateral; b = von basal; c = von medial. Der Neocortex ist waagrecht, nicht in der Mittelebene liegende Schnittflächen sind senkrecht schraffiert

sammenstellen. Hier soll nur die relative Oberflächengröße der Felder vergleichend betrachtet werden. Es kann angenommen werden, daß vor allem in solchen Feldern auch Strukturveränderungen auftreten, die sich in ihrer relativen Größe innerhalb des Allocortex stärker verschieben. Wir gewinnen aus der vorliegenden Arbeit Anhaltspunkte, wo die weitere Forschung anzusetzen hat.

Im folgenden Abschnitt werden nun die relativen Oberflächen des Allocortex und seiner Teilgebiete verglichen.

III Die relative Zusammensetzung der Oberflächen des Allocortex und seiner Teilgebiete

Makroskopisch ist der basal gelegene Allocortex gegen den Isocortex zumeist durch eine Fissura palaeo-neocorticalis (Spatz) gekennzeichnet. Diese, auch als Fissura rhinalis bekannte Furche, erstreckt sich beim Igel fast über die ganze laterale Oberfläche der Konvexität, während sie sich beim Maulwurf auf den rostralen Hemisphärenabschnitt beschränkt. Bei den Spitzmäusen ist keine solche Furche vorhanden. Die bei diesen Tieren feststellbaren seitlichen Gefäßrinnen entsprechen dieser Furche nicht, wie ich in der 1. Mitteilung darlegte (Stephan, 1956).

Der relative Anteil der Oberfläche des Neocortex am Gesamtcortex wurde im ersten Teil dieser Studien bereits dargestellt, doch soll er der Vollständigkeit halber hier in Verbindung mit einigen anderen Werten und im Vergleich zum Nachtaffen mit erwähnt werden. Wir haben im ersten Teil an Hand morphologischer Hirnmerkmale und der relativen Neocortexanteile eine Reihenfolge der Insektivoren aufgestellt, in der die Stellungen von Igel, Maulwurf und Wasserspitzmaus durchaus gesichert waren, während Haus-, Wald- und Zwergspitzmaus weitgehende Überschneidungen zeigten. Auch in den hier vorgelegten Werten (Tabellen 1—7) zeigen diese drei Formen sehr große Ähnlichkeiten. Nach der relativen Bulbusgröße wurde hier die Reihenfolge „Igel — Hausspitzmaus — Zwergspitzmaus — Waldspitzmaus — Maulwurf — Wasserspitzmaus“ gewählt, die mit der in Tabelle 2 des ersten Teils gewählten Reihenfolge weitgehend übereinstimmt.

Die Daten der Tabellen sind Mittelwerte aus dem weiter vorn angegebenen Material. Auf die Wiedergabe der Schwankungsbreite und der mittleren Fehler soll hier verzichtet werden, um die Tabellen nicht übermäßig zu belasten. Interessenten können diese Zahlen in den Protokollen einsehen.

Wie im ersten Teil der Arbeit näher ausgeführt und theoretisch erörtert, übertrifft der Neocortex des Maulwurfs und der Wasserspitzmaus den der übrigen Insektivoren erheblich. Der Sprung zum Nachtaffen ist natürlich außerordentlich groß, wobei noch zu berücksichtigen ist, daß der relative Anteil des Neocortex vom Nachtaffen noch etwas höher als hier ermittelt liegt, da, wie weiter vorn ausgeführt, mit vorliegender Methode bei stärker gefurchtem Cortex zu kleine Werte resultieren. Die Werte für den Allocortex sind demnach beim Nachtaffen etwas zu reduzieren. In den weiteren Ver-

Tabelle 1 Die relativen Anteile der großen Cortexgebiete am Gesamtcortex

Art	Bulbus	Palaeocortex ohne Bulbus	Palaeocortex	Archicortex	Allocortex	Neocortex
Igel.....	14,87	40,22	55,09	19,16	74,25	25,75
Hausspitzmaus	11,98	38,86	50,84	22,07	72,91	27,09
Zwergspitzmaus ...	11,12	37,40	48,52	26,14	74,66	25,34
Waldspitzmaus.....	10,51	36,83	47,34	26,78	74,12	25,88
Maulwurf.....	9,44	33,75	43,19	25,93	69,12	30,88
Wasserspitzmaus ...	6,92	31,59	38,51	24,75	63,26	36,74
Nachtaffe	1,51	7,66	9,17	7,53	16,70	83,30

gleichen wirkt sich diese Fehlerquelle nicht mehr aus, da der Neocortex in die folgenden Berechnungen nicht mit eingeht. Das starke Anwachsen des Neocortex zum Affen hin bewirkt einen starken Abfall aller Allocortexwerte bei diesem Tier. Zur Frage nach den Veränderungen innerhalb des Allocortex ist dieser Vergleich also wenig aufschlußreich, doch lassen sich innerhalb der Insektivoren noch einige interessante Aussagen machen.

Für den Bulbus ergibt sich vom Igel bis zur Wasserspitzmaus eine so stark abfallende Tendenz, daß sie in dieser Stärke nicht allein durch die ansteigenden Zahlen des Neocortex erklärt werden kann. (Da sich die Zahlen auf 100 ergänzen, ist das Anwachsen einer Zahl zwangsläufig mit dem Abfall einer anderen verbunden.) Gleiches gilt für den Palaeocortex ohne Bulbus und dann besonders für den gesamten Palaeocortex, wo sich diese beiden Tendenzen ja summieren. Die hohen Palaeocortexanteile bei Igel und Hausspitzmaus beruhen zum Teil auch auf dem relativ geringen Archicortex bei diesen Formen, während die Archicortexanteile bei den übrigen Insektivoren etwa gleich hoch liegen.

Die relative Größe des Archicortex kommt in der folgenden Tabelle 2 aber besser zur Geltung, da hier der Einfluß des Neocortex auf die Relativwerte ausgeschaltet wird, und so auch das Affengehirn wieder vergleichbar wird.

Nicht nur in Beziehung zum gesamten Cortex (Tab. 1), sondern auch innerhalb des Allocortex verliert der Bulbus an relativer Größe. Die relativen Vergleichszahlen gehen bei Wasserspitzmaus und Nachtaffe bis auf die Hälfte der Größe vom Igel zurück. Auch der restliche Palaeocortex sinkt ab, aber wesentlich geringer, nur um etwa $\frac{1}{5}$ seiner relativen Größe. Der gesamte Palaeocortex, in

Tabelle 2 Die Anteile von Palaeo- und Archicortex am Allocortex

Art	Bulbus olfakt.	Palaeo- cortex ohne Bulbus	Palaeo- cortex	Archi- cortex
Igel	20,02	54,18	74,20	25,80
Hausspitzmaus	16,42	53,31	69,73	30,27
Zwergspitzmaus	14,90	50,07	64,97	35,03
Waldspitzmaus	14,17	49,70	63,87	36,13
Maulwurf	13,66	48,83	62,49	37,51
Wasserspitzmaus	10,93	49,96	60,89	39,11
Nachtaffe	9,04	45,87	54,91	45,09

dem sich diese beiden Tendenzen wieder summieren, zeigt einen klaren Abfall, während der Archicortex als Ergänzung zu Hundert dementsprechend ansteigt. Besonders Igel und Hausspitzmaus zeigen einen innerhalb der Insektivoren sehr kleinen Archicortex, während die übrigen Formen annähernd übereinstimmen. Maulwurf und Wasserspitzmaus liegen jedoch etwas höher. Der Sprung vom höchsten Wert bei Insektivoren (Wasserspitzmaus mit etwa 39 %) bis zum Affen (45 %) ist jedoch nicht sehr groß. Dieser Sprung ist geringer als die Variation innerhalb der Insektivoren selbst (26 bis 39 %). Klarere Verschiebungen werden sicherlich durch eine Tatsache unterdrückt, die aus Tabelle 4 ersichtlich wird, und die hier schon kurz erwähnt werden soll: Ein großes Teilgebiet des Palaeocortex, nämlich der zum Archicortex in enger funktioneller Beziehung stehende Schizocortex, zeigt ebenfalls deutlich steigende Tendenz bei Abnahme des Bulbus olfactorius. Ein klares Auseinanderstreben der relativen Anteile von Palaeocortex und Archicortex wird damit verhindert.

Die Zusammensetzung des Archicortex aus seinen Teilgebieten ist außerordentlich konstant (Tabelle 3). Nur die *Taenia tecta* schwankt etwas stärker, was sich jedoch zwanglos aus der Form dieser Rindenstruktur erklären läßt. Große Teile dieser Rinde liegen als langes schmales Band dem Balken auf, so daß hier die Meßfehler bei Querschnittserien besonders groß werden können. Das Ammonshorn (CA und Sub) einerseits und die Fascia dentata andererseits stehen in einem sehr konstanten Verhältnis zueinander, und zwar ist das Ammonshorn stets etwas mehr als doppelt so groß wie die Fascia dentata. Der Archicortex in sich ist also ein außerordentlich

Tabelle 3 Die relative Zusammensetzung des Archicortex

Art	CA	FD	Tt	FD in % von CA
Igel	59,23	31,76	9,01	53,67
Hausspitzmaus.....	59,44	31,92	8,64	53,76
Zwergspitzmaus.....	58,48	35,60	5,92	61,28
Waldspitzmaus	57,09	35,73	7,18	62,68
Maulwurf	62,55	31,28	6,17	50,24
Wasserspitzmaus ...	58,90	33,64	7,46	57,19
Nachtaffe	59,01	30,72	10,27	52,13

starres Gefüge, was allein schon auf eine funktionelle Geschlossenheit dieser Struktur hinweist.

Wie bereits ausgeführt, rechnen wir zum Palaeocortex nicht nur den Semicortex und den Schizocortex, sondern auch die Regio retrobulbaris mit dem x-Streifen und den Bulbus olfactorius. Aus diesen Gebieten setzt sich der Palaeocortex folgendermaßen zusammen:

Tabelle 4 Die relativen Anteile der Teilgebiete des Palaeocortex

Art	Bol/Bac	Rb/x	Semicortex	Schizo- cortex
Igel	27,05	9,05	43,24	20,66
Hausspitzmaus.....	23,52	8,61	50,39	17,48
Zwergspitzmaus.....	22,94	7,58	47,62	21,86
Waldspitzmaus	22,17	8,72	47,82	21,29
Maulwurf	21,83	7,60	43,76	26,81
Wasserspitzmaus ...	17,97	7,40	44,62	30,01
Nachtaffe	16,50	0,51	39,92	43,07

Innerhalb des Palaeocortex zeigen Bol/Bac und Rb/x fallende Tendenz, während der Schizocortex relativ größer wird¹. Auch dem Semicortex könnte man, vom Igel abgesehen, eine schwach fallende Tendenz zusprechen. Der Bulbuswert des Nachtaffen liegt an der unteren Grenze der Werte für Insektivoren. Dieses Ergebnis ist überraschend, da ein stärkerer Abfall erwartet werden konnte, doch liegen auch die Semicortexwerte des Nachtaffen nur unerheblich unter jenen der Insektivoren. Dagegen zeigt die Regio retrobulbaris

¹ Die sich daran knüpfenden funktionellen Erwägungen werden im Zusammenhang erörtert.

beim Nachtaffen eine außerordentliche starke Rückbildung, während der Schizocortex eine sehr deutliche Zunahme erfährt. Innerhalb des Palaeocortex verschieben sich also die relativen Anteile in der aufgestellten Reihe zugunsten des Schizocortex, während die übrigen Gebiete fallende Tendenzen zeigen. Auch hier sollen die möglichen funktionellen Erörterungen noch zurückgestellt werden.

Tabelle 5 Die relativen Anteile der Felder des Semicortex

Art	Prpy	Pam	Tol	Spell	Diag
Igel	49,46	19,04	22,47	2,13	6,90
Hausspitzmaus	46,83	21,05	23,59	1,63	6,90
Zwergspitzmaus	41,91	16,88	33,23	1,55	6,43
Waldspitzmaus	45,63	17,85	29,48	1,71	5,33
Maulwurf	46,29	18,07	25,37	2,00	8,27
Wasserspitzmaus	45,00	20,10	23,11	2,94	8,85
Nachtaffe	43,38	15,65	19,17	5,98	15,82

Der Semicortex erfährt ebenfalls in seiner Zusammensetzung charakteristische Veränderungen. Die Regio praepyriformis nimmt knapp die Hälfte dieser Rindenformation ein und bleibt annähernd konstant. Die Regio periamygdalaris scheint zum Nachtaffen hin etwas abzufallen, doch sind die Unterschiede gering und die individuellen und artlichen Schwankungen so groß, daß wir eine solche Abnahme nicht sicher aussagen können. Ebenso liegen die Verhältnisse beim Tuberculum olfactorium. Hier fallen die besonders hohen Werte der Sorex-Arten auf, und wir wiesen bei der makroskopischen Hirnbeschreibung (Teil I) darauf hin, daß das Tuberculum olfactorium bei diesen Formen sehr stark nach vorn und unten herauspringt, viel stärker als bei den übrigen Insektivoren. Hier konnte die starke Größe dieses Feldes bereits auf Grund makroskopischer Merkmale vermutet werden, eine Tatsache, der wir schon wiederholt begegneten und die den Wert auch rein makroskopischer Betrachtungsweisen unterstreicht. Das Septum pellucidum zeigt innerhalb der Insektivorenreihe keine klare Änderungstendenz, aber einen sehr deutlichen Anstieg zum Affen. Ganz entsprechend sind die Verhältnisse bei der Regio diagonalis. Gliedern wir den Semicortex in basale (Prpy, Pam, Tol) und in mediale Zentren (Spell, Diag), so zeigen, besonders im Vergleich zum Affen, die basalen Zentren eine abfallende, die medialen dagegen eine ansteigende Tendenz.

Der Schizocortex zeigt in seiner Zusammensetzung stärkere individuelle und artliche Schwankungen, doch ohne erkennbare Änderungstendenzen. Auf eine tabellarische Wiedergabe sei deshalb verzichtet. Auch hier möchte ich die starren Verhältnisse innerhalb dieses Cortexgebietes mit einer einheitlichen Funktion oder einer starken Abhängigkeit dieser Gebiete voneinander in Beziehung bringen.

Zusammenfassung: Bei relativer Abnahme der Bulbusoberfläche (Tab. 2) tritt innerhalb des Allocortex eine ganze Anzahl von Verschiebungen auf. Der Archicortex wird relativ größer, ändert sich aber in seiner Zusammensetzung nicht. Innerhalb des Palaeocortex (Tab. 4) zeigt die Regio retrobulbaris bei Insektivoren nur geringe Veränderungen, während der Abfall zum Nachtaffen außerordentlich stark ist. Dazu im Vergleich erscheint das Absinken des Bulbus olfactorius sehr geringfügig, und es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Regio retrobulbaris weit über das Maß der Rückbildung der übrigen Zentren des Riechsystems hinaus reduziert wird. Der Schizocortex nimmt innerhalb des Palaeocortex bei abfallendem Bulbus deutlich an relativer Größe zu, ändert sich aber in seiner Zusammensetzung nicht. Er verhält sich also in dieser Hinsicht dem Archicortex entsprechend. Die relative Größe des Semi-cortex wird innerhalb des Palaeocortex etwas geringer, und seine Teilgebiete zeigen in sich Verschiebungen (Tab. 5). Die basalen Zentren (Prpy, Pam, Tol) zeigen innerhalb der Insektivoren kaum relative Größenverschiebungen, zum Affen hin aber einen, wenn auch nicht starken, so doch deutlichen Abfall. Die medialen Zentren (Spell, Diag) hingegen werden entsprechend größer.

Allein das Fehlen von Größenverschiebungen im Archi- und Schizocortex mag darauf hindeuten, daß diese konstant zusammengesetzten Gebiete mehr oder weniger funktionelle Einheiten darstellen, während die Gebiete mit relativen Größenverschiebungen ihrer Glieder auch funktionell nicht einheitlich sein werden. Was wissen wir nun aber über die Funktion dieser Gebiete? Können wir die eben gemachte Annahme überprüfen?

IV Funktionelle Erörterungen

Alle olfaktorischen Impulse gehen durch den Bulbus olfactorius, der als Transformator, Verstärker und Verteiler der vom Riechepithel ankommenden Erregungen angesehen werden kann. Der Bau des Bulbus ist durch die ganze Säugetierreihe hindurch außer-

ordentlich konservativ (auch Rose, 1926), so daß wir hoffen können, aus der Größe der Oberfläche der wichtigen Mitrallzellschicht (von ihr gehen die Axone zu höheren olfaktorischen Zentren aus) Anhaltspunkte auch für die funktionelle Größe dieser Struktur gewinnen zu können¹. Der weitaus wichtigste efferente Schenkel des Bulbus ist der Tractus olfactorius lateralis, der zur Regio retrobulbaris, R. praepyramidalis, R. periamygdalaris und zum Tuberculum olfactorium weiterleitet². Wir wollen diese Zentren deswegen als basalen olfaktorischen Palaeocortex bezeichnen (s. Abb. 2). Neben Fasern, die vom Bulbus durch den Tractus olfactorius intermedius zum Bulbus der Gegenseite verlaufen, sind keine weiteren Verbindungen des Bulbus zu allocortikalen Zentren sicher belegt. Möglicherweise bestehen geringfügige Verbindungen zur Taenia tecta des Archicortex, denen aber keine größere funktionelle Bedeutung beigemessen werden kann. Die Verbindungen von den basalen olfaktorischen Zentren des Palaeocortex zu weiteren allocortikalen Strukturen scheinen ebenfalls nur gering zu sein. Mit Ausnahme einer Verbindung vom Tuberculum olfactorium zum Septum pellucidum sind keine weiteren Efferenzen dieser Art sicher nachgewiesen, auch nicht zum Schizocortex. Diese Zentren des Allocortex bekommen ihre Afferenzen, wenn nicht ausschließlich, so doch wohl überwiegend, von häufig noch nicht genügend bekannten, nichtolfaktorischen Quellen. Die Afferenzen zum Schizocortex sind wahrscheinlich überwiegend neocortikalen Ursprungs. Wir stellen deswegen den Schizocortex den basalen olfaktorischen Zentren des Palaeocortex gegenüber und bezeichnen ihn als basalen nichtolfaktorischen Palaeocortex. Die Afferenzen zum Archicortex sind vorwiegend schizocortikalen Ursprungs; demnach ist auch der Archicortex eine nichtolfaktorische Struktur. Der mediale Palaeocortex (Spell, Diag) bekommt einen großen Teil seiner Afferenzen über den Fornix vom Archicortex. Zwar kommen neben anderen von unbekannten Quellen auch modifizierte olfaktorische Impulse vom Tuberculum olfactorium, doch kann deswegen dieses Gebiet nicht als Riechzentrum angesprochen werden, und wir wollen es,

¹ Das Ausmaß verschiedener Komponenten des Riechsinnes, wie Feinheit der Geruchswahrnehmung, Geruchsunterscheidungsvermögen u. a., kann in diesem groben Maß natürlich nicht erfaßt werden. Ich gab beim Vergleich Weiße Ratte—Wanderratte (Stephan, 1954) dafür ein Beispiel.

² Einzelheiten hierüber und über die folgenden Bahnverbindungen in den Zusammenfassungen von Brodal (1947) und Stephan (1954).

vielleicht etwas akzentuiert, als medialen nichtolfaktorischen Palaeocortex bezeichnen. Dieses Gebiet projiziert u. a. zum basalen olfaktorischen Palaeocortex.

Diese, zumeist aus reizphysiologischen und Ausschaltungsexperimenten gewonnenen Erkenntnisse sollen in einer schematischen Darstellung zusammengefaßt werden (Abb. 2).

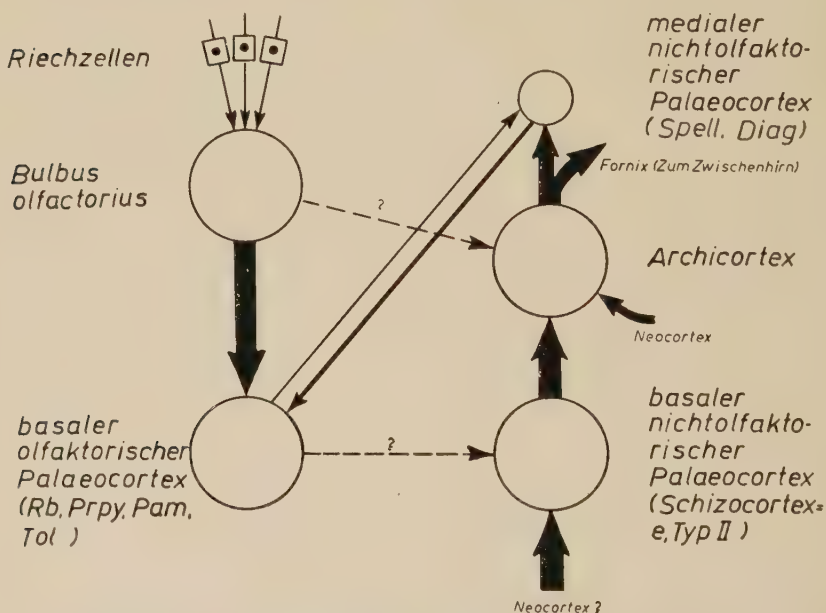


Abb. 2. Schematische Darstellung der Afferenzen im Allocortex. Die Pfeile deuten an, in welcher Richtung die Erregungen geleitet werden, ihre Stärke gibt Hinweise auf die Bedeutung dieser Verbindungen für das Projektionszentrum. Fragliche Verbindungen sind gestrichelt.

Es ist zu überprüfen, inwieweit sich unsere vergleichend-anatomischen Befunde mit den oben dargestellten Erkenntnissen bzw. Anschauungen in Einklang bringen lassen. Ist dieses Schema von den olfaktorischen und nichtolfaktorischen Afferenzen der Teilgebiete des Allocortex richtig, so ist zu erwarten, daß bei einer Rückbildung des olfaktorischen Systems neben dem Bulbus olfactorius auch jene Zentren relativ kleiner werden, bei denen der überwiegende Teil der Afferenzen vom Bulbus herkommt, also jene Zentren, deren Bulbusabhängigkeit sehr groß ist. Dies trifft wirklich zu und läßt sich zum Teil aus den bisherigen Tabellen schon ablesen. Noch klarer dürften diese Verschiebungen aber werden, wenn wir die Allocortexteile nach dem Schema (Abb. 2) funktionell ordnen

und sie dann mit dem Bulbus olfactorius vergleichen. Bei diesem Vergleich müßten die bulbusabhängigen Teile in ihren Beziehungen zum Bulbus konstanter bleiben als die bulbusunabhängigen. Es spielt bei diesen Überlegungen keine Rolle, ob doch ein paar direkte Bulbusfasern zu diesem oder jenem Zentrum hinziehen. Ausschlaggebend ist, woher die überwiegende Zahl der Afferenzen kommt.

Tabelle 6 Ein Größenvergleich der funktionell geordneten Zentren mit dem Bulbus olfactorius (= 100 %)

Art	basaler olfaktor. Palaeoc. (Rb, Prpy, Tol, Pam)	medialer nichtolf. Palaeoc. (Spell, Diag)	basaler, nichtolf. Palaeoc. (Schizoc.)	Archi- cortex
Igel.....	179,2	14,5	76,8	128,7
Hausspitzmaus	233,7	18,3	74,8	186,7
Zwergspitzmaus	224,5	16,5	95,4	235,5
Waldspitzmaus.....	242,7	15,3	97,9	259,5
Maulwurf.....	218,9	20,7	123,0	275,4
Wasserspitzmaus	261,8	29,5	170,7	361,1
Nachtaffe	192,5	52,8	261,4	497,6

Die Oberflächen der basalen olfaktorischen Zentren sind durchschnittlich 2- bis 3mal (180 bis 260 %) so groß wie die Bulbusoberfläche. Es sind Schwankungen vorhanden, die auf artliche Unterschiede hinweisen, aber gerichtete Veränderungen treten nicht auf. Igel und Affe stimmen annähernd überein. Sämtliche anderen allocortikalen Gebiete zeigen dagegen eine eindeutige Zunahme in der aufgestellten Reihe. Bei dieser Zunahme ist bemerkenswert, daß die Zahlen für den Affen alle zwischen 3,4- und 3,9mal so groß sind wie die für den Igel. Das Ausmaß der Veränderungen scheint also sehr ähnlich zu sein, was vielleicht ein Ausdruck der engen funktionellen Beziehungen dieser Teile zueinander sein könnte (Abb. 2).

Wir glauben, damit von der vergleichend-anatomischen Seite her einen Beitrag zur Frage geliefert zu haben, welche Teile des Allocortex zum olfaktorischen System zu rechnen sind oder in enger Beziehung zu diesem stehen und welche nicht. Die vorgelegten Ergebnisse stimmen völlig mit den neuen physiologischen Erkenntnissen über dieses Problem überein, ein Ergebnis, das deswegen für uns hohen Wert besitzt, weil damit die Brauchbarkeit der von uns angewandten Methodik erwiesen ist und wir hoffen können, aus

metrischen Untersuchungen weitere wesentliche Erkenntnisse zu gewinnen.

Wie verhalten sich nun die bulbusabhängigen Zentren im einzelnen in ihren Beziehungen zum Bulbus? Bleiben sie in ihrem Verhältnis auch bei großen Veränderungen der Bulbusoberfläche konstant, oder sind auch hier Verschiebungen möglich?

Tabelle 7 Ein Größenvergleich der bulbusabhängigen Zentren mit dem Bulbus olfactorius (= 100%)

Art	Rb/x	Prpy	Pam	Tol
Igel.....	33,4	79,1	30,4	35,9
Hausspitzmaus	36,6	100,1	45,1	50,6
Zwergspitzmaus	33,1	87,1	35,1	69,1
Waldspitzmaus.....	39,4	98,1	38,7	63,8
Maulwurf.....	34,8	92,7	36,2	50,8
Wasserspitzmaus	41,2	111,9	49,9	57,5
Nachtaffe	3,1	104,9	37,9	46,4

Es ergibt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß die Zentren des Semicortex (Prpy, Pam, Tol) zwar größere Schwankungen, aber keinerlei gerichtete Veränderungen zeigen, während Rb/x nur innerhalb der Insektivoren konstant ist, zum Nachtaffen hin jedoch einen außerordentlich starken Abfall zeigt. Das deutet darauf hin, daß gewisse olfaktorische Funktionen beim Affen stärker zurückgebildet werden als die Gesamtheit des Funktionskomplexes. Wir haben die Regio retrobulbaris in einer früheren Arbeit (Stephan, 1954) auf Grund ihrer Minderung von der Wanderratte zur Weißen Ratte als olfaktorisches Reflexzentrum angesprochen, über das sofortige motorische Reaktionen ausgelöst werden können. Wir glauben, daß die hier vorgelegten Ergebnisse mit dieser Anschauung in Einklang zu bringen sind, im Sinne einer Verarmung an Reflexen bei höheren Säugetieren.

V Phylogenetische Erwägungen

Die Veränderungen des Cortex vom Igel zum Nachtaffen können wohl als Ausdruck einer echten phylogenetischen Entwicklung gewertet werden (s. Einleitung). Die markantesten Merkmale dieser Entwicklung sind die starke Ausprägung des Neocortex bei gleichzeitiger Rückbildung der allocortikalen Riechzentren. Innerhalb der Insektivoren kann die Ausbildung dieser allocortikalen Riechzentren

in Beziehung zum übrigen Cortex recht unterschiedlich sein. Besonders gering entwickelt ist das Riechsystem bei der Wasserspitzmaus, und wir fassen diese geringe Entwicklung als Anpassungserscheinung an eine stark aquatile Lebensweise dieser Form auf, da sie ähnlich auch bei anderen Wassersäugetieren auftritt. Wir sind damit der Überzeugung, daß sich die Wasserspitzmaus von ursprünglicheren Typen ableiten läßt, die in den von uns erfaßten Merkmalen wahrscheinlich den Sorexformen näher standen. Zu Sorex sind auch viele Ähnlichkeiten in der Hirnform vorhanden (s. 1. Teil). Die Wasserspitzmaus scheint also eine phylogenetische Weiterentwicklung ursprünglicher Insektivorentypen zu sein. In beiden Entwicklungsreihen (Sorexformen — Wasserspitzmaus, Igel — Nachtaffe) äußert sich diese Weiterentwicklung in einer relativen Minderung des olfaktorischen Allocortex. Diese Parallelität der Erscheinungen deutet jedoch nicht ohne weiteres auf gleiche Ursachen hin, da eine solche Reduktion von verschiedenen Faktoren ausgelöst werden kann. Theoretisch wären folgende zwei extreme Möglichkeiten denkbar: 1. Rückbildung der absoluten Größe des olfaktorischen Cortex ohne Veränderung des nichtolfaktorischen und 2. Gleichbleiben der absoluten Größe des olfaktorischen Cortex bei Vergrößerung des nichtolfaktorischen Cortex. Im ersten Fall würden wir vorwiegend an Anpassungserscheinungen denken müssen (z. B. Anpassung an das Wasserleben), im zweiten Fall an eine echte phylogenetische Höherdifferenzierung des Cortex im Sinne einer Zunahme der Cerebralisation nach Portmann. Zumeist (hier z. B. beim Nachtaffen) wird die Zusammensetzung des Cortex von beiden Erscheinungen beeinflußt werden. Beim Nachtaffen überwiegt jedoch die Vergrößerung des Neocortex, der im Vergleich zum Igel absolut um mehr als das Zehnfache zunimmt, während die basale Riechrinde (basaler olfaktorischer Palaeocortex) auf ein Drittel der absoluten Größe des Igelwertes absinkt. Als Beispiel für eine überwiegende Anpassung kann vielleicht die Wasserspitzmaus herangezogen werden.

Wie kommt es nun aber, daß sich diese beiden möglichen Ursachen so ganz entsprechend äußern? Zur Klärung dieser Frage müssen wir noch einmal auf unser Schema (Abb. 2) zurückgreifen. Eine Rückbildung der Riechrinde bei gleichbleibendem nichtolfaktorischen Cortex beschränkt sich hauptsächlich auf den Bulbus und auf die basalen olfaktorischen Zentren des Palaeocortex. Innerhalb des Allocortex werden dann die nichtolfaktorischen Zentren relativ

größer. Es ist aber zum Teil nachgewiesen, zum Teil noch hypothetisch, daß diese nichtolfaktorischen Zentren des Allocortex (vor allem Schizocortex und Archicortex) mehr oder weniger stark vom Neocortex abhängig sind. Eine Vergrößerung des Neocortex bei gleichbleibender Riechrinde wird dann aber wegen dieser Abhängigkeit ebenfalls zur gleichen Verschiebung innerhalb des Allocortex führen. Es ist also nicht angängig, aus der Verschiebung der relativen Anteile von Neocortex und Allocortex am Gesamtcortex (wie ich das in der 1. Mitteilung im einzelnen dargestellt habe), oder aus den parallelen Veränderungen in der Zusammensetzung des Allocortex in jedem Fall auf eine phylogenetische Höherdifferenzierung des Cortex zu schließen. Wir sind z. B. bei der Wasserspitzmaus nicht in der Lage, aussagen zu können, ob die cortikalen Veränderungen durch eine reine Rückbildung des olfaktorischen Systems oder auch durch eine Vergrößerung des Neocortex im Sinne einer Zunahme der Cerebralisation ausgelöst worden sind.

Nur einmal wird diese Parallelität der Veränderungen durchbrochen, und zwar von der Regio retrobulbaris, die bei gleichbleibender relativer Größe innerhalb der Insektivoren zum Nachtaffen hin außerordentlich stark absinkt. Wir vermuten in dieser Region ein olfaktorisches Reflexzentrum, so daß beim Affen die durch den Geruchssinn ausgelösten Reflexe besonders stark reduziert sein werden. Diese Verarmung an Reflexen mag durch den starken Ausbau der neocortikalen Zentren ermöglicht werden, so daß vielleicht die Rückbildung dieses allocortikalen Zentrums ein Merkmal für eine cortikale Höherdifferenzierung darstellt. Sollte sich dieser Gedankengang in weiteren Untersuchungen als richtig erweisen, dann wäre die relative Vergrößerung des Neocortex bei der Wasserspitzmaus in erster Linie wirklich auf eine Rückbildung der olfaktorischen Zentren zurückzuführen. Ihre phylogenetische Differenzierung aus ursprünglicheren Formen wäre dann nicht von einer Zunahme der Cerebralisation begleitet. Zur gleichen Annahme führte uns der in der 1. Mitteilung vorgenommene Vergleich mit den Indices von Wirz (1950).

Wir können diese theoretischen Erörterungen dahingehend zusammenfassen, daß sich aus einer Verschiebung des Verhältnisses der olfaktorischen zu den nichtolfaktorischen Zentren keine Anhaltspunkte für die Ursachen dieser Verschiebung ergeben, während solche möglicherweise aus den unterschiedlichen Veränderungen innerhalb des olfaktorischen Cortex abgelesen werden können.

VI Ergebnisse

1. An Vertretern aller heimischen Insektivorengattungen wurden die Oberflächen des Allocortex und seiner Teile ausgemessen. Der Vergleich der gewonnenen Werte untereinander und mit gleichen Messungen bei einem Nachtaffen (*Aotes spec.*) erlaubt, zu funktionellen und phylogenetischen Problemen Stellung zu nehmen.

2. Cortexfelderungen an Gehirnen von Zwerg-, Haus-, Wasserspitzmaus und Nachtaffe wurden erstmalig durchgeführt.

3. Nach abfallender relativer Bulbusgröße lassen sich die Insektivoren in eine Reihe (Igel — Hausspitzmaus — Zwergspitzmaus — Waldspitzmaus — Maulwurf — Wasserspitzmaus) einordnen. Vor allem die Wasserspitzmaus zeigt eine geringere Ausbildung des olfaktorischen Cortex, wahrscheinlich als Anpassung an das Wasserleben.

4. Bei einer Rückbildung des olfaktorischen Systems nehmen nur die wirklichen Riechzentren, nämlich der Bulbus olfactorius, die Regio retrobulbaris, die Regio praepyramidalis, die Regio periamygdalaris und das Tuberculum olfactorium ab, während der übrige Allocortex relativ größer wird. Dieser Befund bestätigt die aus physiologischen und experimentellen Untersuchungen verschiedener Autoren gewonnenen Erkenntnisse, daß nur einige Teilgebiete des Allocortex der Riechfunktion dienen. Über die Funktionen der nichtolfaktorischen Rindengebiete des Allocortex lassen sich keine Aussagen machen, doch ergeben auch diese Messungen Anhaltspunkte dafür, daß sie in gewissem Grade vom Neocortex abhängig sind.

5. Eine Reduktion der relativen Größe des olfaktorischen Allocortex kann verschiedene Ursachen haben: 1. eine direkte Rückbildung als Anpassungserscheinung (z. B. an das Wasserleben) und 2. eine indirekte Rückbildung durch Vergrößerung des nichtolfaktorischen Cortex (einschließlich des Neocortex) im Sinne einer Zunahme der Cerebralisation. Da die nichtolfaktorischen Zentren des Allocortex stärker vom Neocortex abhängig zu sein scheinen, führen beide Wege zu den gleichen Verschiebungen im Verhältnis des olfaktorischen zum nichtolfaktorischen Allocortex. Dagegen nimmt die Regio retrobulbaris (wahrscheinlich das olfaktorische reflexauslösende Zentrum) nur zum Affen hin ganz außerordentlich stark ab, während sie innerhalb der Insektivoren im Vergleich zum Bulbus konstant bleibt. Diese Abnahme wird mit einer Verarmung an Reflexen bei ranghöheren Formen in Beziehung gebracht, und vielleicht kommt hierin auch bei den Verschiebungen im Allocortex eine echte cortikale Höherdifferenzierung zum Ausdruck.

Zusammenfassung

Vergleichende Messungen an der Oberfläche des Allocortex bei einheimischen Insektivoren und dem primitiven südamerikanischen Nachtaffen (*Aotes*) bestätigen die neueren, aus experimentellen Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen über die Begrenzung des olfaktorischen Systems. Im Allocortex nehmen bei der in der Phylogenese einsetzenden Rückbildung dieses Systems nur die wirklichen Riechzentren, nämlich *Bulbus olf.*, *Regio retrobulbaris*, *R. praepyramidalis*, *R. periamygdalaris* und *Tuberculum olf. ab.*, während der übrige Allocortex relativ größer wird. Letzteren stellen wir als nichtolfaktorischen Allocortex dem olfaktorischen gegenüber. Aus den Verschiebungen innerhalb des Allocortex ergeben sich einige Hinweise auf die möglichen Ursachen dieser Verschiebungen, von denen Anpassung an das Wasserleben und cortikale Höherdifferenzierung genannt werden.

VII Schrifttum

Brodal, A.: The hippocampus and the sense of smell. A review. *Brain* **70** (1947), 179–222. — Brodmann, K.: Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig (1909). — Clark, W. E. Le Gros: History of the Primates. London (1950). — Hofer, H.: Beobachtungen am Hirnrelief der Außenfläche des Schädels, am Endocranium und der Hirnform des südamerikanischen Nachtaffen (*Aotes*, *Cebioidea*). Ber. Oberhess. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Gießen. N. F. Naturw. Abt. **27** (1954), 90–110. — Popoff, I., und N.: Allocortex bei der Ratte (*Mus decumanus*). *J. Psych. u. Neur.* **39** (1929), 257–322. — Portmann, A.: Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux, I und II. *Alauda* **14** (1946), 2–20 und **15** (1947), 1–15. — Rose, M.: Histologische Lokalisation der Großhirnrinde bei kleinen Säugetieren (*Rodentia*, *Insektivora*, *Chiroptera*). *J. Psych. u. Neur.* **19**, Erg. H. 2 (1912), 391–479. — Rose, M.: Der Allocortex bei Tier und Mensch, I. Teil. *J. Psych. u. Neur.* **34** (1926), 1–111. — Rose, St.: Vergleichende Messungen im Allocortex bei Tier und Mensch. *J. Psych. u. Neur.* **34** (1927), 250–255. — Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. of Amer. Museum of Natural History* **85** (1945), New York. — Spatz, H.: Über Gegensätzlichkeit und Verknüpfung bei der Entwicklung von Zwischenhirn und „Basaler Rinde“. *Allg. Z. Psychiatr.* **125** (1949), 166–177. — Spatz, H.: Menschenwerdung und Gehirnentwicklung. *Nachr. Gießener Hochschulg.* **20** (1950), 32–55. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haustieren, II. Die Oberflächen des Allocortex bei Wild- und Hausform von *Epimys norvegicus* Erxl. *Morphol. Jb.* **93** (1954), 425–471. — Stephan, H.: Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen, I. Hirnform, palaeo-neocortikale Grenze und relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche. *Morphol. Jb.* **97** (1956). — Wirz, K.: Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. *Acta anat.* **9** (1950), 134–196.

*Aus dem Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institut
der Universität Frankfurt/Main
Dir. Prof. Dr. D. Starck*

Die Bildungen des Zwischenhirndaches der Agamidae, nebst Bemerkungen über die Lagebeziehungen des Vorderhirns¹

Von

Dr. Edeltraud Kummer-Trost

mit 18 Abbildungen

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	143
Material und Methode	146
Befunde	147
Deutungsversuch der Variabilität in der Differenzierung von Parietalauge und Epiphyse	173
Lage und Form der Bildungen des dorsalen Zwischenhirns in Abhängig- keit von der Stellung des Vorderhirns	176
Über das sogenannte Velum transversum der Lacertilier.....	182
Zur Frage der Kausalzusammenhänge zwischen der Elevation des Vorderhirns und Veränderungen am Zwischenhirndach.....	185
Die bindegewebigen Hüllen der Parietalorgane und ihre Zugehörigkeit zu den Hirnhäuten	186
Zusammenfassung	188
Schrifttum	189

Einleitung

Die Parietalorgane der Reptilien sind seit der Entdeckung des Scheitelauges (Leydig, 1872) Gegenstand zahlreicher Unter-

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der deutschen Forschungsgemeinschaft.

suchungen. Meist wird dabei die Ontogenie dieser Organe behandelt (Strahl-Martin, 1888, Francotte, 1894, 1896; Gaupp, 1898; Nowikoff, 1910; V. Boveri, 1925; Krabbe, 1935; Chiodi, 1940; Trost, 1952, 1953 a, b; u. a. m., s. auch Literaturzusammenfassung bei Bargmann, 1943). Nur wenige Autoren beschreiben die Parietalorgane von verschiedenen adulten Vertretern der Lacertilier (Spencer, 1886; Owsjannikoff, 1888; Mac Kay, 1888; Ritter, 1891; Studnička, 1905; Nowikoff, 1907; W. J. Schmidt, 1909; V. Boveri, 1925; Chiodi, 1940). Über ein größeres Material verfügten jedoch nur Spencer, und W. J. Schmidt. Nowikoffs (1907) Verdienst ist es, den histologischen Bau dieser Organe erstmals analysiert zu haben. Meist steht jedoch die genetische Betrachtungsweise von Parietallauge und Epiphyse im Vordergrund des Interesses. Die Entwicklung des Scheitellauges als selbständige Abschnürung vom Zwischenhirndach oder als eine Abgliederung von der Epiphyse war das Hauptproblem. (Francotte, 1894; Gaupp, 1898; W. J. Schmidt, 1909; Nowikoff, 1910; V. Boveri, 1925; Krabbe, 1935; Trost, 1952). Studnička (1912, 1918) faßt Lateralaugen, Parietallauge, Epiphyse und Saccus vasculosus der Fische unter dem Begriff der Ependymsinnesorgane zusammen. Er führt hierfür folgendes Argument an. Alle diese Organe stammen vom Ependym ab, ihre embryonalen Stadien zeigen daher ähnlichen histologischen Aufbau. Damit wird ein neuer Gesichtspunkt in die Betrachtungsweise dieses Problemkreises gebracht. Hierauf stützen auch Hescheler und V. Boveri (1923) ihre Ableitung des eversen Scheitellauges und inversen Lateralauges von histologisch gleichartigen Ausgangsstadien.

Die sich aus den vergleichend ontogenetischen Untersuchungen über die Parietalorgane innerhalb der Wirbeltierreihe ergebenden phylogenetischen Schlußfolgerungen finden ihren Ausdruck einerseits in der „Theorie der Serialhomologie der Parietalorgane“ (Die sich vor allem auf Locy, 1894 und Friedrich-Freksa, 1932 stützt), andererseits in der „Theorie der korrespondierenden Paarigkeit“ (deren wichtigste Vertreter Hill, 1894; Cameron, 1903; Nowikoff, 1910 und Dendy, 1907, 1911 sind) sowie in neuester Zeit in der Ansicht von v. Haffner (1953), die sich in einigen Punkten mit der Theorie der korrespondierenden Paarigkeit deckt. Diese Auffassung stützt sich vor allem auf entwicklungsphysiologische Ergebnisse an den Parietalorganen (Spemann, 1912; van der Kamer, 1949).

Die rein morphologischen Untersuchungen, vor allem von Spencer (1886) und W. J. Schmidt (1909), die eine größere Anzahl von verschiedenen adulten Vertretern der Lacertilien auf das Vorhandensein und Aussehen von Parietalaug und Epiphyse prüften, hatten zur Folge, daß die Reptilien auf Grund der Ausbildung des Scheitelauges in einzelne starre Gruppen eingeteilt wurden. Außerdem wurde die Vermutung ausgesprochen (Studnička, 1905; V. Boveri, 1925 und Nowikoff, 1935), daß es sich bei Parietalaug und Epiphyse um degenerierte Organe handelt. In einer vorläufigen Mitteilung (Trost, 1953c) konnte dazu bereits kurz Stellung genommen werden.

Die übrigen ependymalen Bildungen des dorsalen Diencephalon, der Dorsalsack, das Velum transversum, sowie die Paraphyse als Grenzbildung zwischen Tel- und Diencephalon fanden in den Untersuchungen wenig Beachtung. Bis Burckhardt (1894) wurden sie meist kurzweg als „Plexus“ abgetan. Dieser Autor wies ihr beständiges Auftreten in der Wirbeltierreihe nach. W. J. Schmidt (1909) ist der einzige Autor, der diese Organe in seine detaillierte Beschreibung über die Parietalorgane bei adulten Reptilien mit einbezog. Eine zusammenfassende Darstellung der gesamten ependymalen Bildungen des Zwischenhirndaches bei adulten Lacertiliern fehlt jedoch bis heute. Auch wurde in keiner Weise versucht, eine Erklärung für die verschiedene Ausgestaltung der Parietalorgane zu finden.

In der Arbeit über das Foramen parietale bei rezenten Reptilien (Trost, 1956) konnte bereits gezeigt werden, daß die verschiedene Lage des Scheitelauges bzw. des Foramen parietale mit einer verschieden starken Elevation des Vorderhirns in Zusammenhang steht. Je stärker die Hebung der Hemisphären wird, die auf eine zunehmende Vergrößerung der Bulbi zurückzuführen ist, desto weiter wird das Parietalaug nach rostral verlagert.

In dieser vorliegenden Arbeit soll nun versucht werden, festzustellen, ob zwischen Lage und Form der Bildungen des dorsalen Diencephalon und der Hebung des Vorderhirns Korrelationen bestehen und welche davon auf echten Kausalzusammenhängen beruhen. Außerdem soll nachgeprüft werden, ob es sich tatsächlich um starre Gruppen bezüglich des Differenzierungsgrades von Parietalaug und Epiphyse handelt, oder ob hier nicht fließende Übergänge zwischen den beiden Extremstufen — voll funktionsfähiges Scheitelaug und dessen Fehlen — bestehen.

Material und Methode

Zur Untersuchung gelangten Schnittserien folgender Vertreter der Familie der Agamiden:

Phrynocephalus scutellatus olivier

Duméril et Bibron 6 Köpfe sag. 1 Kopf front.

Phrynocephalus scutellatus

var. *carinipes* Nik 1 Kopf sag.

Phrynocephalus undulatus 1 Kopf sag.

Phrynocephalus helioscopus Pallas . 1 Kopf sag.

Phrynocephalus maculatus Anders 1 Kopf sag.

Agama ruderata Olivier 1 Kopf sag. 1 Gehirn front.

1 Epiphyse sag.

Agama caucasica Eichw. 1 Kopf sag.

Agama pallida Reuss. 1 Kopf sag.

Agama agilis agilis Olivier 1 Kopf sag. 1 Gehirn front.

1 Parietalaug. sag.

Agama agilis isolepis Blgr. 1 Kopf sag.

Agama microlepis Blanf. 2 dorsale Schädel-

kalotten sag.

Agama stellio L. 2 dorsale Schädel-

kalotten sag.

Agama mutabilis Merrem 1 Kopf sag.

Leiocephalus schreibersii

Gravenhorst 1 Kopf sag.

Ceratophora stoddartii Gray 1 Kopf sag.

Moloch horridus Gray 1 Kopf sag.

Als Vergleichstiere dienten:

Fam. Scincidae

Chalcides chalcides L. 1 Kopf sag.

Fam. Lacertidae

Eremias velox Pallas 1 Kopf sag.

Lacerta saxicola defilippii

Camerano 1 Kopf sag.

Fam. Iguanidae

Liolaemus pictus Lesson 1 Kopf sag.

Fixierung: Formol, Alkohol, Bouin Helly.

Entkalkung: 5–7,5 % HNO_3 , von einer Erweichung der Hornschuppen mit Diaphanol wurde bis auf ein Exemplare von *Phrynocephalus scutellatus* wegen gleichzeitiger Bleichung des Pigments abgesehen.

Einbettung: Celloidin-Paraffin nach Apathy.

Schnittdicke: 10μ — 15μ bei großen Köpfen selten 30μ .

Färbungen: Azan, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun-Eosin nach Meyer, Goldner.

Die Übersichtszeichnungen sind graphische Rekonstruktionen.

Mein besonderer Dank gebührt den Herren D. H. Löffler, Dr. J. Hensen, Dr. A. Kaltenbach und Dr. F. Starmühlner von der österreichischen Persienexpedition 1949/50, die mir den größten Teil des Materials zur Verfügung stellten. Außerdem danke ich für die bereitwillige Überlassung von Material den Herren Prof. Dr. D. Starck, Frankfurt/Main, D. H. Hofer, Gießen/Wien, und Dr. J. Eiselt, Naturhistorisches Museum Wien.

Befunde

Phrynocephalus scutellatus olivier Duméril et Bibron (und Var. *carinipes*)

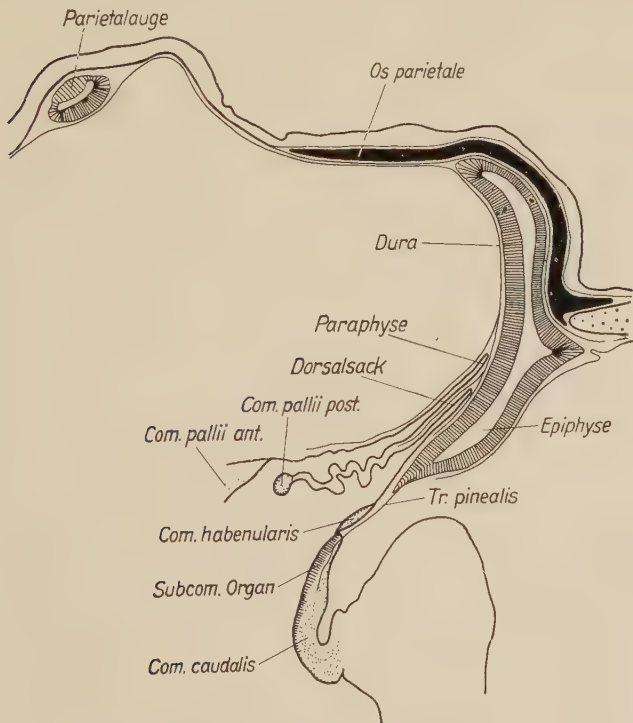


Abb. 1. *Phrynocephalus scutellatus olivier* Duméril et Bibron.
Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 50fach.

Epiphyse

Die schlauchförmige Epiphyse ist vom Zwischenhirndach vollkommen abgeschnürt und nur durch den Tractus pinealis mit dem Gehirn verbunden. Ein deutlicher Recessus pinealis kennzeichnet noch ihre Abschnürungsstelle vom dorsalen Diencephalon. Das ganze Organ ist mehr oder weniger ausgesprochen nach rostral konkav gekrümmt (Abb. 1). Bei *Phrynocephalus scutellatus* besitzt es etwa auf der Mitte seiner Gesamtlänge (bei Var. *carinipes* an der Grenze zum unteren Viertel) ein nach kaudal ausgestülptes kurzes Divertikel. An dieser Stelle findet sich bei später zu besprechenden Formen (besonders ausgeprägt bei *Agama microlepis*) eine mehr oder weniger scharfe, nach rostral offene Abwinkelung, so daß sich ein proximaler und ein distaler Abschnitt der Drüse voneinander unterscheiden lassen. Das distale Ende der Epiphyse liegt bei *P. scutellatus* weit hinter dem Kaudalrand der großen frontoparietalen Fontanelle, während es bei Var. *carinipes* dicht an die Fontanelle heranreicht. Das Lumen ist verschieden weit, und seine Größe hängt möglicherweise von Fixierungseinflüssen ab. Die Epiphysenwand ist meist vollkommen glatt (auch bei Var. *carinipes*) und nur in zwei Fällen an einigen Stellen verdickt, ohne jedoch Falten zu bilden.

Das Epithel erscheint im gefärbten Präparat aus hellen und dunklen Zellen aufgebaut. Der darüber hinaus beschriebene Unterschied zwischen den Kernen dieser Zellen — helle Zellen mit bläschenförmigem, chromatinarmem Kern und dunkle Zellen mit schmal-ovalem, chromatinreichem Kern (Nowikoff, 1907, 1910; Holmgren, 1918; Boveri, V., 1925; Preisler, 1942; Trost, 1953a, b) — ist hier nicht immer deutlich zu erkennen. Nach Nowikoff und Preisler werden die dunklen Zellen als Sinneszellen und die hellen Zellen als Stützzellen bezeichnet. Die dunkle Farbe der Sinneszellen beruht auf einer Anhäufung acidophiler Granula, die vor allem bei Goldner-Färbung auffallen. Während die Kerne der hellen Zellen basal liegen, finden sich diejenigen der dunklen Zellen zwei- bis dreireihig zwischen dieser basalen Kernzone und der Epitheloberfläche. Es ist ein deutliches Schlußleistennetz nachweisbar. Die dunklen Zellen ragen mit kuppenartigen Vorwölbungen, dem Innenglied nach Holmgren (1918), über die allgemeine Epitheloberfläche hinaus. Im Goldner-Präparat ist der Apikalpol dieses Zellfortsatzes intensiv rot gefärbt. Allem Anschein nach handelt es sich hierbei um eine Ansammlung acidophiler Granula, da solche An-

häufungen von Granula auch frei im Innenglied liegend beobachtet werden konnten. Von diesem Innenglied können verschieden geformte Fortsätze, Bläschen oder Fäden, ausgehen, die nach Holmgren als Außenglieder bezeichnet werden. Die hellen Zellen können Pigment enthalten. In vier unter fünf Fällen (ein Tier war mit Diaphanol behandelt), ebenso bei Var. *carinipes*, ist die Epiphyse in ihrer ganzen Ausdehnung schwach pigmentiert. Das Lumen ist von einem Gerinnsel erfüllt und enthält freie, pyknotische Kerne sowie unversehrte, meist pigmentierte Zellen. Daneben kommen auch freie Pigmentkörnchen vor sowie acidophile Granula, oft zu Klümpchen zusammengeballt. Vereinzelt treten im Goldner-Präparat grüne, im Azan-Präparat rotviolette Bläschen auf.

Es konnte beobachtet werden, daß die dunklen Zellen basal fadenförmig ausgezogen sind. Diese Fortsätze biegen entweder in eine oberhalb der basalen Kernzone liegende Faserschicht ein oder durchsetzen die ganze Wand. Ob auch an der Epiphysenoberfläche ein Fasergeflecht liegt, konnte nicht eindeutig entschieden werden. Die zuerst erwähnte Faserschicht durchsetzt nicht kontinuierlich die ganze Epiphysenwand, sondern bildet einzelne Stränge, die tangential zur Oberfläche verlaufen und an der Basalspitze der Epiphyse als Tractus pinealis vereinigt die Zirbeldrüse verlassen. Dieser Tractus besteht aus wenigen Fasern und zieht kaudal der stark aufgerichteten Commissura habenularis nach ventral und strahlt in die tiefen Lagen der Commissura caudalis ein. Ob in dem Fasergeflecht innerhalb der Epiphyse Ganglienzellen liegen, konnte nicht festgestellt werden, da keine speziellen Nervenfärbungen angewandt wurden.

Parietalauge

Das Scheitelaug liegt im vorderen Drittel der großen frontoparietalen Fontanelle. Es ist ein in dorsoventraler Richtung mehr oder weniger abgeplattetes ellipsoides Bläschen, dessen relative Größe variabel ist. Die folgenden Zahlen beziehen sich auf verschiedene Exemplare von *Phrynocephalus scutellatus*.

Kopflänge	Rostrokaudaler Durchmesser	Transversaler Durchmesser	Dorsoventraler Durchmesser
in mm	in μ	in μ	in μ
7	790	240	250
9	690	195	191
9	800	210	230

Die Linse ist bi- oder plankonvex; im letzteren Falle ist die gekrümmte Fläche lumenwärts gerichtet. Die Retina greift über den Äquator des Bläschens herüber und zeigt den typischen Aufbau, wie ihn Nowikoff (1907) erstmalig bei *Lacerta* beschrieben hat. Die Pigmentzellen durchsetzen das ganze Epithel, ihr Kern liegt basal. Die Sinneszellen tragen fädige Fortsätze, die in Äquaturnähe länger und außerdem am Aufbau des Glaskörpers beteiligt sind. Die dunkle Farbe der Sinneszellen im Präparat wird wie in der Epiphyse durch eine Anhäufung acidophiler Granula hervorgerufen. Die sog. Nervenfaserschicht ist relativ breit und erscheint im Präparat körnig. Ein Tractus parietalis konnte bei keinem Exemplar nachgewiesen werden.

Eine aus wenigen Bindegewebsfasern bestehende „Sklera“ (Nowikoff, 1910; Trost, 1953a) umschließt das Parietalaugenkapselartig. Die Dura secundaria zieht größtenteils dorsal über das Scheitelaugenhinweg. Nur eine schwache Faserplatte spaltet sich von ihr ab und verläuft ventral vom Parietalauge. Das subkutane Bindegewebe der „Cornea“ ist lockerer strukturiert als in den angrenzenden Gebieten und enthält nur wenige dorsoventral ausgerichtete Fasern. Unmittelbar unter dem Stratum basale der Epidermis wurden im Bereich der „Cornea“ bei vier Tieren (von sechs untersuchten) kleine Melanophoren beobachtet.

Diese Beschreibung gilt ebenfalls für die Var. *carinipes*, nur das Stratum basale zeigt über dem dicht hinter dem Kaudalrand des Os frontale liegenden Parietalauge kleine Papillenbildung.

Paraphyse und Dorsalsack

Die Länge von Paraphyse und Dorsalsack ist bei den einzelnen Exemplaren verschieden. Beide Organe reichen in drei Fällen bis zur halben Höhe des proximalen Epiphysenabschnittes. Bei einem weiteren Exemplar ist der Dorsalsack ebensolang, aber die Paraphyse überragt ihn ein wenig und legt sich mit ihrem distalen Ende der Epiphysenwand an. In dem 5. Fall ist die Paraphyse erheblich länger als der Dorsalsack; ihr distaler, der Epiphyse anliegender Abschnitt ist ebenso wie diese nach rostral gekrümmt. Frontalschnitte lassen erkennen, daß der Dorsalsack in seiner gesamten Länge die Paraphyse von kaudoverstral her mit zwei Falten lateral umgreift (Abb. 2). Zwei weitere, nicht ganz so hohe Falten schieben sich nach kaudal hin lateral an der Epiphyse vorbei. Im Frontalschnitt erscheint der Dorsalsack daher H-förmig. Außerdem zeigt

seine Wand wenige, zu seiner Längsrichtung quergestellte Falten. Die Wand der Paraphyse ist ebenfalls eingefaltet. Jedoch verläuft hier die Mehrzahl der niedrigen Falten in der Längsrichtung, während nur im proximalen Abschnitt einige Querfalten vorkommen.

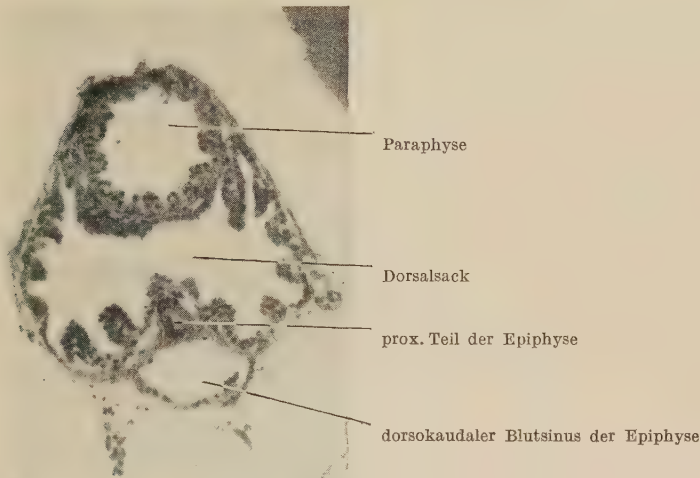


Abb. 2. *Phrynocephalus scutellatus olivier* Duméril et Bibron, Frontalschnitt durch Paraphyse und Dorsalsack, 10 μ Formol, H. E. Vergr. 350fach.

Zwischen Paraphyse und Dorsalsack besteht ein konstanter histologischer Unterschied. Die Zellen der Paraphyse sind bedeutend kleiner als die des Dorsalsackes und im Gegensatz zu diesen auffallend acidophil. Die Höhe der Paraphysenzellen ist nicht immer gleich, ihre Oberfläche meist unregelmäßig und schwer erkennbar. Das Plasma mancher Zellen erscheint an einzelnen Stellen blasser angefärbt. Das ganze Bild erweckt den Eindruck einer merokrinen Sekretion. Die erheblich größeren, isoprismatischen Zellen des Dorsalsackes tragen Cilien, deren Basalkörner leicht zu erkennen sind. Ebenso zeigt auch das Plattenependym unter der Commissura pallii posterior Cilienbesatz. Pigment wurde weder im Dorsalsack noch in der Paraphyse gefunden. Im Lumen der beiden Organe finden sich vereinzelt pyknotische Kerne und unversehrte Zellen, die im Gegensatz zur Epiphyse kein Pigment enthalten. Im Bindegewebe zwischen den beiden Organen liegen vereinzelt Melanophoren.

Der Dorsalsack von Var. *carinipes* hat etwa die gleiche Länge wie bei *P. scutellatus*. Er reicht bis zum proximalen Ende der hier vom Zwischenhirndach weit entfernt liegenden Epiphyse. Die Paraphyse überragt ihn erheblich und folgt in ihrem distalen Abschnitt der Rostralkrümmung der Epiphyse, der sie dicht anliegt. Der histologische Befund gilt ohne Einschränkung ebenfalls für Var. *carinipes*.

An der Basis von Paraphyse und Dorsalsack liegt zwischen beiden die Commissura pallii posterior, die nach dem Ventrikel hin von einem Plattenependym bekleidet ist.

Die Commissura habenularis ist so stark aufgerichtet, daß sie in derselben Richtung wie die Kaudalwand des Dorsalsackes verläuft (Abb. 1). Sie ist ebenfalls von einem Plattenependym bedeckt.

Subcommissurales Organ

Im rostralen Abschnitt ist das Epithel 7reihig, kaudal an der Biegungsstelle nur 3reihig. Jede Zelle besitzt eine zentralständige Geißel. Auch bei Var. *carinipes* ist das Epithel im rostralen Abschnitt deutlich höher.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse

Dorsokaudal liegt der Epiphyse ein großer Blutsinus eng an, der durch eine tiefe Einschnürung in zwei miteinander kommunizierende Räume unterteilt wird (Abb. 3). Er umgreift den proximalen Abschnitt der Epiphyse lateral. Die Größe seiner beiden Anteile ist bei den einzelnen untersuchten Exemplaren verschieden. Sie hängt zweifellos von dem Grad der Blutfüllung ab.

Epiphyse, Paraphyse und Dorsalsack werden von den Kapillaren der Endomeninx mit Blut versorgt. Dieses Kapillarnetz ist durch zahlreiche Anastomosen mit dem großen Sinus verbunden. Der dorsale Sinusabschnitt setzt sich spaltförmig dorsal der Epiphyse nach rostral fort.

Wie bereits erwähnt, wird das Parietalauge von zwei Durablättern, einem dickeren dorsalen und einem dünneren ventralen, umschlossen. Kaudal vom Parietalauge legen sich die beiden Blätter wieder eng aneinander, ohne jedoch miteinander zu verschmelzen. Am Kaudalrand der frontoparietalen Fontanelle spaltet sich das dorsale Blatt auf, um inneres und äußeres Periost des Os parietale zu bilden. Am distalen Epiphysenende trennt sich das ventrale Durablatt vom dorsalen und verläuft entlang der rostroventralen Epiphysenwand

bis zu Paraphyse und Dorsalsack, wo es sich in einzelne Bindegewebszüge auflöst, die zwischen diese Organe einstrahlen (Abb. 1). In Frontalschnitten zeigt sich, daß das ventrale Blatt Paraphyse, Dorsalsack, Epiphyse und den dorsokaudal gelegenen Blutsinus schlauchförmig umschließt (Abb. 3). Auf dem Sagittalschnitt findet sich hinter Epiphyse und Blutsinus die Kaudalwand dieses Duraschlauches wieder, die steil zum Schädeldach aufsteigt und sich dort mit dem dorsalen Durablatt vereinigt.

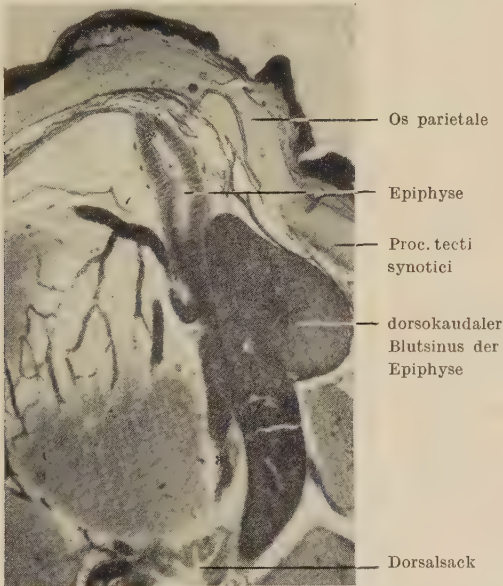


Abb. 3. *Phrynocephalus scutellatus* Olivier Duméril et Bibron.
Dorsokaudaler Blutsinus der Epiphyse, 15 μ , Fomol. Azan. Vergr. 64fach.

Phrynocephalus undulatus

Epiphyse

Ein proximaler und ein distaler Epiphysenabschnitt sind gut zu unterscheiden. Der erstere ist vor der Abwinkelung nach rostral ausgebuchtet (Abb. 4). Mit dem Zwischenhirndach ist die Zirbeldrüse durch einen soliden Epiphysenstiel verbunden. Die Kernzone dieses Gewebsstranges geht kontinuierlich in die des Ependym des gut ausgebildeten Recessus pinealis über. Der Distalteil der Epiphyse

endet mit einer kleinen bläschenförmigen Erweiterung unmittelbar kaudal von der frontoparietalen Fontanelle. Die Wand des Organs ist an einzelnen Stellen im proximalen Abschnitt geringfügig verdickt, weist jedoch keinerlei Faltenbildungen auf.

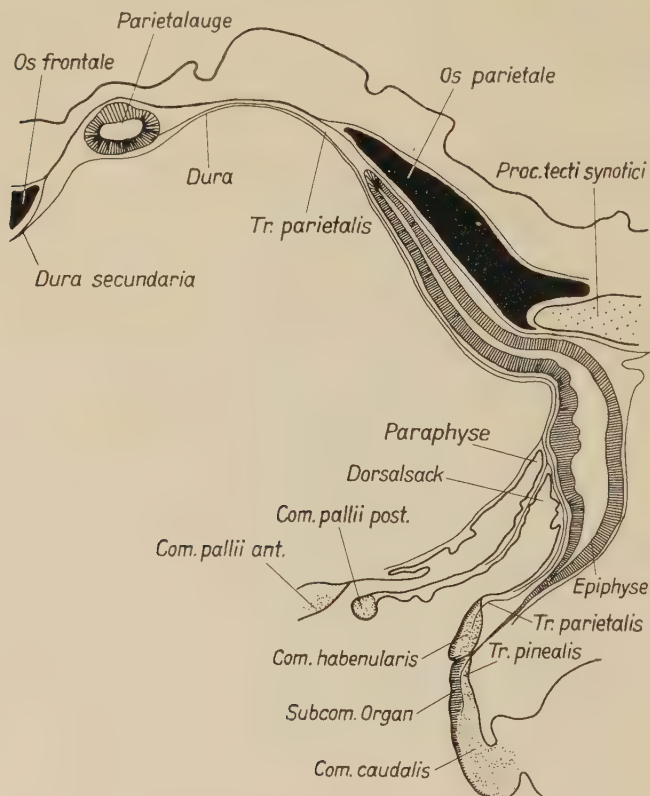


Abb. 4. *Phrynocephalus undulatus*. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 54fach.

Über die feinere Histologie der Epiphysenwand kann wegen ungenügender Fixierung des Materials nichts Näheres ausgesagt werden. Die Epiphyse ist insgesamt schwach pigmentiert, jedoch im proximalen Abschnitt etwas stärker als im distalen. Hier findet sich auf einer kurzen Strecke in der Ventralwand eine Pigmentkonzentration. Das Pigment liegt hauptsächlich im apikalen Teil der hellen Zellen und tritt auch in fast allen Zellen des Epiphysenstiels auf. Im Lumen findet man im geronnenen Sekret freie acidophile, grobschollige Granula, pyknotische Kerne sowie freie, unver-

sehrte, oft pigmentierte Zellen. Die Nervenfaserschicht der Epiphysenwand ist in einzelne Stränge aufgelöst, die sich zum Tractus pinealis vereinigen. Die Mehrzahl der Fasern verläßt die Epiphyse an ihrer Rostralseite, nur wenige kaudal. Der Tractus strahlt in die tiefen Lagen der Commissura caudalis ein und ist nur im vorderen Abschnitt dieser Commissur zu verfolgen. Ein schwacher Faserzug spaltet sich ab und zieht durch die Commissura habenularis ins linke Ganglion habenulae (vgl. Abb. 2, Trost, 1953c).

Parietalaug

Das Scheitelaug, ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen, liegt in der rostralen Hälfte der großen frontoparietalen Fontanelle. Linse und Retina sind deutlich zu unterscheiden. Die Grenze zwischen beiden liegt auf der Dorsalseite des Bläschens. Die Linse ist plankonvex, die Krümmung ist der Oberfläche des Kopfes zugewendet (Abb. 4). Linse und Retina zeigen den typischen, bereits für *P. scutellatus* beschriebenen Bau. Ein aus wenigen Fasern bestehender Tractus parietalis entspringt im kaudalen Abschnitt des Scheitelauges und zieht, dicht der ventralen Epiphysenwand angelagert, nach kaudoverventral. Oberhalb der Commissura habenularis teilt er sich. Wie aus graphischen Rekonstruktionen ermittelt wurde, zieht ein Ast direkt ins rechte Ganglion habenulae mediale, während die übrigen Fasern durch die Commissura habenularis ins linke Ganglion habenulae mediale einstrahlen.

Eine schwache Bindegewebshülle umgibt das Scheitelaug als sog. Sklera. Die Cornea ist verhältnismäßig gut ausgebildet; einige Bindegewebsfasern sind dorsoventral ausgerichtet. Obwohl das Bindegewebe der Cornea im ganzen sehr aufgelockert ist, läßt sich wie bei *Anguis fragilis* (Trost, 1953a) im Grenzbereich von Linse und Retina nach lateral zu eine geringe Verdichtung des Bindegewebes feststellen. Oberhalb des Scheitelauges findet man keine Melanophoren.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe reichen bis zur rostralen Ausbuchtung des proximalen Epiphysenastes. Im übrigen gleichen die Befunde den bei *P. scutellatus* erhobenen.

Subcommissurales Organ

Auch hier ist das Ependym des Subcommissuralorgans im rostralen Teil am besten ausgebildet. In diesem Abschnitt ist das Epithel 6- bis 8reihig, während es weiter kaudal, zur Biegungsstelle zwischen Diencephalon und Tectum hin, bedeutend niedriger wird und nur mehr 2- bis 3reihig ist. Die Zellen tragen eine zentralständige Geißel.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse gleichen im allgemeinen den bereits bei *P. scutellatus* beschriebenen. Es konnte weiterhin beobachtet werden, daß der dorsale Abschnitt des dorso-kaudalen Blutsinus, der sich oberhalb der Epiphyse nach rostral fortsetzt, bis zum Parietalauge reicht und dieses ringförmig umgibt.

Phrynocephalus helioscopus Pallas

Epiphyse

Die vom Zwischenhirndach vollkommen abgetrennte Epiphyse läßt einen proximalen und einen distalen Abschnitt erkennen. Sie endet weit kaudal der großen frontoparietalen Fontanelle. Das Epithel des proximalen Astes ist reich an Verdickungen und zeigt auch vereinzelt schwache Faltenbildung. Ein Recessus pinealis ist zwischen Commissura habenularis und Commissura caudalis ausgebildet. Der Distalteil der Epiphyse ist bis zur rostral offenen Abwinkelung relativ stark und gleichmäßig pigmentiert. Das Pigment liegt im apikalen Teil des Epithels. Da die Fixierung sehr schlecht war, kann auf histologische Einzelheiten nicht näher eingegangen werden. Der Tractus pinealis zieht durch die Commissura habenularis in die tiefen Lagen der Commissura caudalis und konnte nur bis in deren rostralen Abschnitt verfolgt werden.

Parietalauge

Das Scheitelauge liegt dicht hinter dem Os frontale in der ziemlich großen frontoparietalen Fontanelle. Die Dorsalseite des dorso-ventral abgeflachten Bläschens ist nicht linsenartig verdickt. Die Wand des gesamten Organs ist an allen Stellen gleich hoch, die Retina sehr stark pigmentiert. Eine Nervenfaserschicht und ein Tractus parietalis wurden nicht beobachtet. Über dem Parietalauge findet sich ein lockeres Bindegewebe: die Cornea. Die Haut ist hier nicht wie sonst uhrglasförmig vorgewölbt, und die Hornschuppen senken sich mit unregelmäßigen Fortsätzen in die Epidermis ein. In der Cornea finden sich keine Melanophoren.

Paraphyse und Dorsalsack

Die Paraphyse überragt den Dorsalsack nur wenig. Ihr distales Ende liegt direkt der Epiphyse an und reicht fast bis an die Abwinkelungsstelle. Ebenso wie bei *P. scutellatus* und *undulatus* sind Paraphyse und Dorsalsack nur wenig gefaltet. Die stärker acidophilen Zellen der Paraphyse sind auch hier kleiner als die Zellen des plexusartigen Dorsalsackes.

Die Commissura habenularis und der Rostralteil der Commissura caudalis sind geringfügig aufgerichtet.

Subcommissurales Organ, Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse zeigen keine von *P. scutellatus* und *undulatus* abweichenden Befunde.

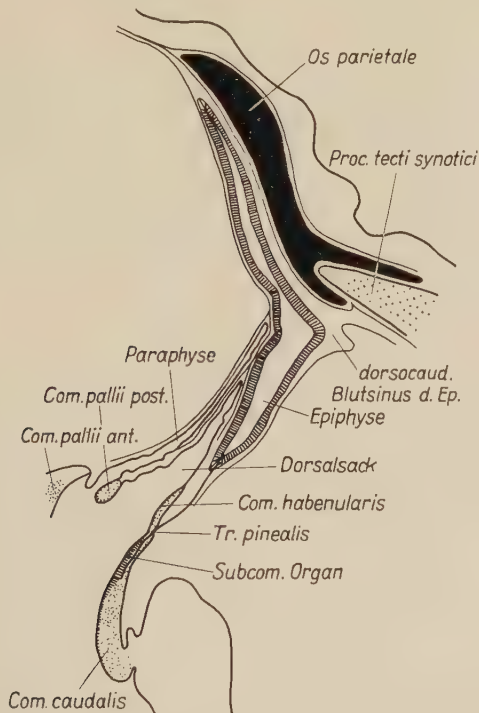
Phrynocephalus maculatus Anders

Abb. 5. *Phrynocephalus maculatus* Anders. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 54fach

Epiphyse

Die Zirbel ist nur durch den Tractus pinealis mit dem dorsalen Diencephalon verbunden. Die Absehnürungsstelle der Epiphyse

vom Zwischenhirndach ist durch eine Kernansammlung im Ependym zwischen Commissura caudalis und habenularis gekennzeichnet. Ein Recessus pinealis fehlt. Die Abwinklungsstelle zwischen proximalem und distalem Epiphysenast liegt dicht unterhalb des Os parietale. Die Epiphyse endet unmittelbar hinter der großen frontoparietalen Fontanelle (Abb. 5). Die Wand des Organs ist nur an wenigen Stellen geringfügig verdickt. Der distale Teil ist im Gegensatz zum proximalen pigmentiert. Histologische Einzelheiten können wegen schlechter Fixierung nicht beschrieben werden. Der nur aus wenigen Fasern bestehende Tractus pinealis zieht in der Medianen durch die Commissura habenularis in die unteren Schichten der Commissura caudalis.

Parietalauge

Die Wand des bläschenförmigen Organs ist überall gleich dick. Die Dorsalseite, die sog. Linse, ist im Gegensatz zur Retina nicht pigmentiert. Die Nervenfaserschicht ist nur gering ausgebildet, ein Tractus parietalis wurde nicht gefunden. Über dem Scheitelaug ist die Kopfoberfläche uhrglasförmig vorgewölbt. Das darunterliegende subcutane Bindegewebe ist zwar aufgelockert, die Fasern liegen jedoch völlig ungeordnet.

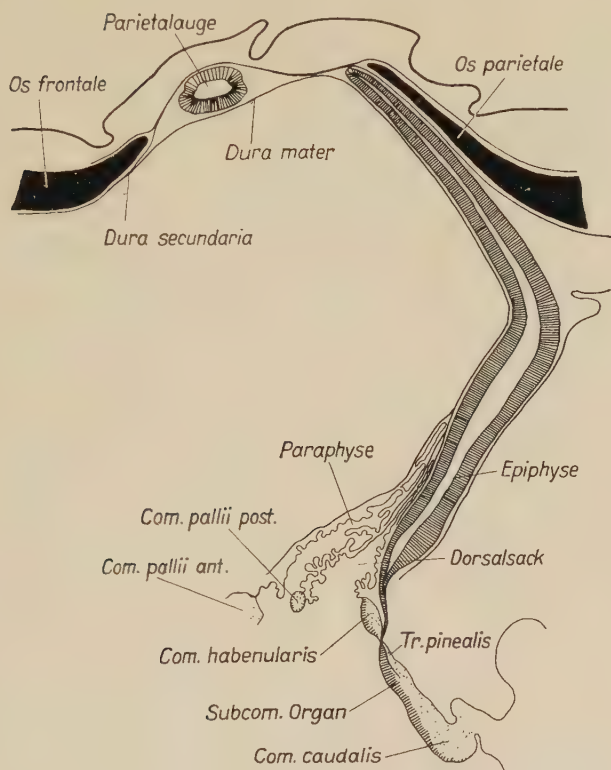
Paraphyse und Dorsalsack

Die schlauchförmige, fast nicht gefaltete Paraphyse reicht mit ihrem distalen Teil bis zur Knickungsstelle der Epiphyse und überragt damit den in seiner Ausdehnung relativ konstant bleibenden Dorsalsack. Die Commissura habenularis liegt in derselben Richtung wie die Kaudalwand des Dorsalsackes. Diese Aufrichtung betrifft auch noch den größten Teil der Commissura caudalis.

Subcommissurales Organ

Das Epithel des Subcommissuralorganes ist im Bereich des aufgerichteten Anteils der Commissura caudalis höher als unter dem gekrümmten kaudalen Abschnitt der Kommissur.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse weichen nicht von den Befunden der bereits beschriebenen Formen ab.

Agama rudrata OlivierAbb. 6. *Agama rudrata* Olivier. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 50fach.

Epiphyse

Mit dem Zwischenhirndach ist die Epiphyse durch einen soliden Gewebsstrang, den Epiphysenstiel, verbunden. Ein gut ausgebildeter Recessus pinealis ist vorhanden (Abb. 6). Der distale Abschnitt der Zirbeldrüse endet bei einem Exemplar dicht hinter der frontoparietalen Fontanelle, während er beim zweiten Tier in der Fontanelle selbst liegt. Von drei untersuchten Epiphysen waren zwei glatt und ungefaltet, eine zeigte im Proximalabschnitt einzelne Wandverdickungen. Die Pigmentverteilung ist bei den drei Exemplaren unterschiedlich. Die Epiphyse des ersten ist insgesamt wenig pigmentiert, die zweite zeigt in der Kaudalwand des proximalen Abschnittes eine Pigmentkonzentration (Abb. 6 in Trost, 1953c), die dritte enthält wenig Pigment im gesamten proximalen Teil. Im

Lumen finden sich im geronnenen Sekret vereinzelt freie, pigmentierte sowie pigmentfreie Zellen. Eine eingehende histologische Beschreibung kann wegen mangelhafter Fixierung nicht gegeben werden. Ein aus wenigen Fasern bestehender Tractus pinealis zieht in die ventralen Schichten der Commissura caudalis, dicht oberhalb der Kernzone des subcommissuralen Organs.

Parietalaug

Während bei dem einen Tier das dorsoventral abgeflachte Scheitelaug im vorderen Teil der großen frontoparietalen Fontanelle liegt, finden wir es beim zweiten in einer eigenen Öffnung im Os frontale. Diese kommuniziert mit der auch hier vorhandenen Fontanelle (vgl. Abb. 1c in Trost, 1956). Die Linse ist in beiden Fällen plankonvex, nur ist bei einem Exemplar die Konvexität an der basalen, beim anderen an der Oberfläche des Epithels. In der stark pigmentierten Retina konnte keine Nervenfaserschicht beobachtet werden. Ebenso fehlt ein Tractus parietalis. Das subkutane Bindegewebe der Cornea ist zwar aufgelockert, die Fasern verlaufen jedoch völlig ungeordnet. Im Bereich der Cornea fehlen Melanophoren.

Paraphyse und Dorsalsack

Die sehr reich gefaltete Paraphyse überragt den Dorsalsack nur wenig. Ihr distales Ende liegt der Epiphyse dicht an. Der bis auf sein distales Ende ebenfalls stark gefaltete Dorsalsack umgreift die Paraphyse von kaudal her nicht ganz bis zur Hälfte ihres Umfangs. Unmittelbar vor der Commissura habenularis findet sich ein Büschel ins Lumen vorspringender Zotten (Abb. 6), deren hochprismatische Zellen ein gelbbraunes Pigment enthalten. Auch die daran nach rostral anschließenden Zellen sind in einem Bereich, der in sagittaler Richtung einen Durchmesser von etwa 20 Zellen hat, pigmentiert. Auch in der Rostralwand des Dorsalsackes finden sich einzelne pigmentierte Zellen. Die Commissura habenularis verläuft in annähernd der gleichen Richtung wie die Commissura caudalis. Zwischen der Kaudalwand des Dorsalsackes und der Commissura habenularis tritt eine nach dorsal offene Abwinkelung auf.

Das Epithel des subcommissuralen Organs ist bis weit nach kaudal 5- bis 7reihig.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse entsprechen denjenigen bei den bereits beschriebenen Arten.

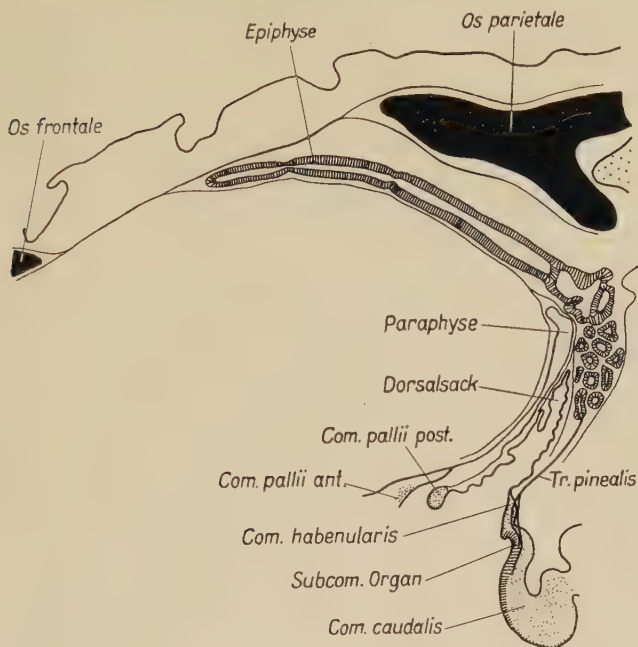
Agama caucasica Eichwald

Abb. 7. *Agama caucasica* Eichw. Medianschnitt durch die Parietalgegend. Vergr. 50fach.

Epiphyse

An der vom Zwischenhirndach vollkommen abgeschnürten Epiphyse kann man einen vom Hirndach aufsteigenden proximalen und einen parallel der Schädeldecke verlaufenden distalen Abschnitt unterscheiden (vgl. auch W. J. Schmidt, 1909). Der proximale Abschnitt ist sehr stark gefaltet, hingegen zeigt der distale nur einige ringförmige Einschnürungen (Abb. 7). Schmidt beschreibt keine Faltenbildungen, er erwähnt nur, daß sich das Lumen nach distal hin erweitert. Die Epiphyse reicht mit ihrem allseitig pigmentierten distalen Ende bis an jene Stellen in der großen frontoparietalen Fontanelle, an der sonst ein Parietalaug liegt (Abb. 7a in Trost, 1953c). Im Goldner-Präparat sind die die Epiphyse hauptsächlich aufbauenden, dunklen Zellen dicht von acidophilen Granula erfüllt und besitzen schmale, ovale, dunkle Kerne. Knopfförmig ragen diese Zellen über das Schlußleistenniveau in das Lumen hinein. Außerdem treten auch blaß gefärbte Zellen auf, deren helle,

bläschenförmige Kerne basal liegen. Während W. J. Schmidt (1909) keine nervöse Verbindung der Epiphyse mit dem Zwischenhirndach gefunden hat, ist hier der Tractus pinealis ein aus vielen Fasern bestehender Nervenstrang, der die Epiphyse an ihrem Basalende verläßt. Oberhalb der Commissura habenularis teilt er sich. Der eine Ast zieht in den rostralen Teil der Commissura habenularis, gibt wenige Fasern ins linke Ganglion habenulae ab und strahlt dann wie der zweite Ast in die tiefen Lagen der Commissura caudalis ein (Abb. 7b in Trost, 1953c).

Ein Parietalauge besitzt dieses Exemplar von *Agama caucasica* nicht. Die oben erwähnten Einschnürungen können zwar bei flüchtiger Betrachtung von Randschnitten den Eindruck einer distalen Abgliederung von der Epiphyse erwecken, jedoch schneiden diese Schnürfurchen niemals völlig durch, so daß die Lumina der einzelnen Abschnitte miteinander kommunizieren. Auch bei der Präparation des Gehirns eines zweiten Exemplars wurde kein Parietalauge gefunden. Der distale Abschnitt der Epiphyse weist ebenfalls einige ringförmige Einschnürungen auf und endet in der Mitte der frontoparietalen Fontanelle. Das subkutane Bindegewebe innerhalb der Fontanelle lockert sich an keiner Stelle feinfaserig auf, eine Corneabildung fehlt daher. Über dem Endteil der Epiphyse ist die Haut sogar eingesunken.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe sind nur wenig gefaltet. Die Paraphyse überragt den Dorsalsack, ihr distales Ende ist nach rostral gerichtet. Der histologische Befund gleicht dem bei *Phrynocephalus scutellatus* erhobenen.

Zwischen der Commissura habenularis, die ungefähr in Richtung der Kaudalwand des Dorsalsackes steht, und der Commissura caudalis liegt eine Knickungsstelle, wie sie sonst nirgends beobachtet werden konnte (Abb. 7).

Subcommissurales Organ

Im Rostralabschnitt ist dieses Organ aus einem 5- bis 7reihigen Epithel aufgebaut, das nach kaudal zu niedriger wird.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse gleichen denjenigen der bereits beschriebenen Tierarten.

Agama pallida Reuss

Epiphyse

Die schlauchförmige, ungefaltete, glattwandige Zirbeldrüse ist vom dorsalen Diencephalon abgeschnürt. Ein gut ausgeprägter Recessus pinealis kennzeichnet die Abgliederungsstelle in der Hirnwand. Der distale Epiphysenteil reicht bis unmittelbar kaudal der großen frontoparietalen Fontanelle und wird von einem kugelförmigen, dem Os parietale anliegenden Knorpelstück etwas eingedellt. Die Epiphyse ist insgesamt gering pigmentiert, nur im Knickungsbereich etwas stärker. Ein aus wenigen Fasern bestehender Tractus pinealis zieht von der Epiphyse in die tiefen Lagen der Commissura caudalis und gibt einige Fasern in die Commissura habenularis ab.

Parietalauge

Das bläschenförmige Organ ist nur wenig dorsoventral abgeflacht. Die Krümmung der plankonvexen Linse ist lumenwärts gerichtet. In Linsennähe ist die Retina am stärksten pigmentiert. Die basale Kernschicht entspricht den Kernen der Pigmentzellen. Die darauffolgende schmale, hell gefärbte Zone ist die Nervenfaserschicht. Ein Tractus parietalis wurde nicht gefunden. Die Cornea ist durch eine Auflockerung des subkutanen Bindegewebes gekennzeichnet.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe sind, ähnlich wie bei *Agama rudrata*, stark gefaltet. Die Paraphyse reicht bis unter den distalen Epiphysenast und ist ebenfalls nach rostral gekrümmt. Der Dorsalsack endet in halber Höhe des proximalen Epiphysenabschnittes. Die Commissura habenularis ist nur wenig erhoben, erst rostral dieser Commissur steigt die Wand des Dorsalsackes nach dorsal auf.

Die Ausbildung des subcommissuralen Organs gleicht derjenigen bei *Agama rudrata*.

Auch die Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse zeigen keine von der vorigen Art abweichenden Befunde.

Agama agilis agilis Olivier

Epiphyse

Die schlauchförmige Epiphyse steht durch einen aus isoprismatischen bis plattenförmigen Zellen bestehenden Epiphysenstiel,

dessen Lumen stellenweise obliteriert ist, mit dem Zwischenhirn in Verbindung. Die Lichtung des Organs ist im proximalen Abschnitt sehr weit, verengt sich im distalen und zieht spaltförmig bis ins distale Epiphysenende. In der kaudalen Wand des proximalen Abschnittes findet man geringe Mengen Pigment, ebenso in einzelnen Zellen des Epiphysenstiels. Die Fixierung war nicht sehr gut, und es konnte daher auf histologische Details nicht eingegangen werden. Der Tractus pinealis besteht nur aus wenigen Fasern und verläuft innerhalb des Epiphysenstiels. Er zieht dicht oberhalb der Kernzone des subcommissuralen Organs in die Commissura caudalis, gibt aber vorher einige Fasern in die Commissura habenularis ab.

Parietalaug

Die Linse des ovoiden Scheitelauges ist schwach bikonvex. Die verhältnismäßig dünnwandige Retina ist reichlich pigmentiert, so daß die Pigmentzellen gut identifiziert werden konnten. Ein Tractus parietalis wurde nicht gefunden. Die Cornea enthält ungeordnetes, aber lockeres Bindegewebe und keine Melanophoren.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe sind stark gefaltet und reichen bis zur halben Höhe des proximalen Epiphysenastes. Die Commissura habenularis ist nur geringfügig aufgerichtet. Rostral von ihr enthalten die Zellen des Dorsalsackes auf einer kurzen Strecke Pigment. Im Lumen des Dorsalsackes findet man vereinzelt freie, pigmentierte Zellen.

Subcommissurales Organ, Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse zeigen gegenüber der im Vorangegangenen beschriebenen Art keine neuen Befunde.

Agama microlepis Blanf.

Epiphyse

Bei beiden untersuchten Exemplaren wird das Lumen der vom Zwischenhirndach abgeschnürten Epiphyse durch tief sich ein-senkende Falten der Wand vielfach gekammert (Abb. 8), so daß in Randschnitten ringförmige und unregelmäßige Abschnitte nebeneinanderliegen. Die Wand der einzelnen Kammern ist vollkommen glatt und einheitlich dick. Die Lumina dieser Abteilungen kommunizieren miteinander. Diese Faltung ist im distalen Abschnitt geringer, und das Ende umschließt einen einheitlichen Hohlraum. Bei dem

einen Tier liegt das distale Ende frei in der großen frontoparietalen Fontanelle, beim anderen dicht dahinter.

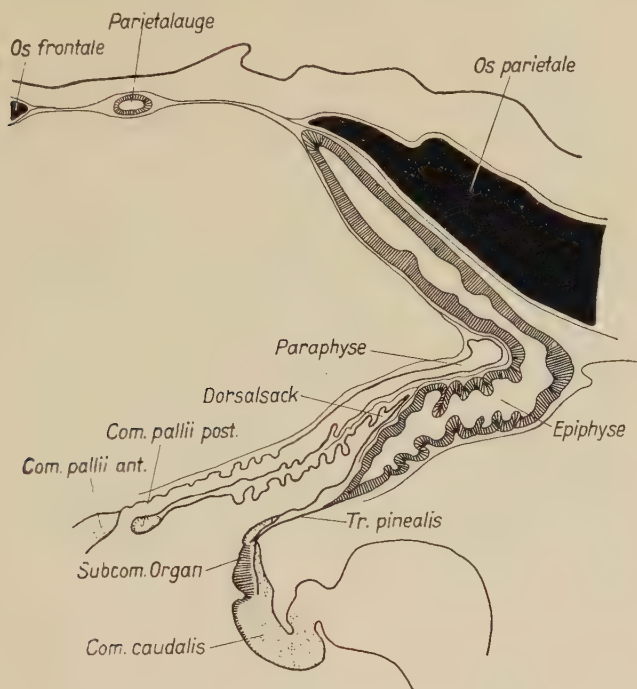


Abb. 8. *Agama microlepis* Bl an f. Medianschnitt durch die Parietalorgane. Vergr. 50fach.

Das Epithel wird hauptsächlich aus dunkel gefärbten Zellen aufgebaut, vereinzelt sind helle Zellen eingeschaltet, deren Kerne basal liegen. Bei einem Exemplar ist die Epiphyse sehr wenig pigmentiert, beim anderen völlig unpigmentiert. Der Tractus pinealis zieht als breiter Nervenstrang von der kaudalen Epiphysenwand in die Commissura caudalis. Einige Fasern strahlen in die Commissura habenularis ein.

Parietalaug

Das Organ ist flach bläschenförmig (Abb. 3 in Trost, 1953c). Während die dorsale Wand ein hochprismatisches Epithel ist, besteht die ventrale aus einem wabigen Gewebe aus unregelmäßigen Zellen mit großen Interzellularlücken. Das Organ ist völlig unpigmentiert. Im Lumen findet man mehrere freie Zellen. Eine Cornea fehlt. Über diesem „Scheitelaug“ ist das Bindegewebe ebenso kompakt wie an anderen Stellen in der frontoparietalen Fontanelle. Auch liegen hier Melanophoren.

Paraphyse und Dorsalsack

Der Dorsalsack reicht bei beiden Exemplaren bis zur halben Höhe des proximalen Epiphysenabschnittes und zeigt wie die Paraphyse nur geringe Faltenbildung. Bei dem einen Tier reicht die Paraphyse bis zur Knickungsstelle der Epiphyse, während sie beim anderen links neben dem distalen Epiphysenabschnitt mit einer bläschenförmigen Erweiterung auf gleicher Höhe mit diesem endet. Die Commissura habenularis und der rostrale Teil der Commissura caudalis sind aufgerichtet und stehen in der gleichen Richtung wie die Kaudalwand des Dorsalsackes.

Subcommissurales Organ, Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse gleichen den bereits bei *Phrynocephalus scutellatus* beschriebenen.

Agama stellio L.

Epiphyse

Der proximale Abschnitt, der vom Zwischenhirndach vollkommen abgetrennten Epiphyse zeigt bei beiden untersuchten Tieren tiefe Falten, während der distale völlig glatt ist (Abb. 5a in Trost, 1953c). In diesem Abschnitt ist auch das Epithel entschieden niedriger. Die dunkel gefärbten Zellen enthalten größere Mengen acidophiler Granula und ragen mit ihren Innengliedern ins Lumen hinein. Anschließend daran findet man verschieden geformte, meist bläschenförmige Außenglieder. Bei beiden Tieren enthält die Epiphyse kein Pigment. Im Lumen befinden sich in einem Gerinnsel freie Zellen, freie acidophile Granula sowie homogene, tropfenförmige Gebilde, die bläschenförmigen Außengliedern gleichen. Die Nervenfaserschicht ist in einzelne Stränge aufgelöst, die als Tractus pinealis vereinigt die Epiphyse verlassen. Oberhalb der Commissura habenularis teilt sich der Tractus in zwei ungefähr gleich starke Äste. Aus der Serie konnte graphisch rekonstruiert werden, daß beide durch die Commissura habenularis in die tiefen Schichten der Commissura caudalis ziehen. Von einem Ast gehen wenige Fasern ins rechte Ganglion habenulae ab, vom anderen spaltet sich ein ziemlich breites Bündel ab, das ins linke Ganglion habenulae einstrahlt.

Parietalauge

Die Ausbildung ist bei den beiden untersuchten Exemplaren unterschiedlich. Bei einem Tier liegt das Scheitelauge in einer großen frontoparietalen Fontanelle, beim anderen ist diese bis auf die Aussparung für das Organ verengt. Im letzteren Fall ist es ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen, das kaudalwärts mit einem kleineren Bläschen in Verbindung steht (Abb. 9). Die Lumina dieser

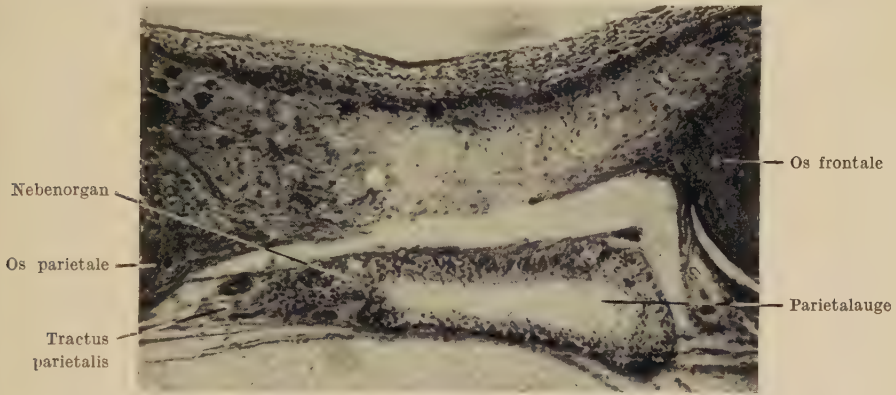


Abb. 9. *Agama stellio* L. Parietalauge mit Nebenorgan, 10 μ , Helly, Azan. Vergr. 250fach.

beiden kommunizieren miteinander. Es handelt sich hier wahrscheinlich um ein Nebenparietalauge. Der Aufbau der Ventralwand ist ziemlich ungeordnet und entspricht nicht dem typischen Aufbau einer Parietalaugenretina. Die Zellgrenzen sind schwer zu erkennen.

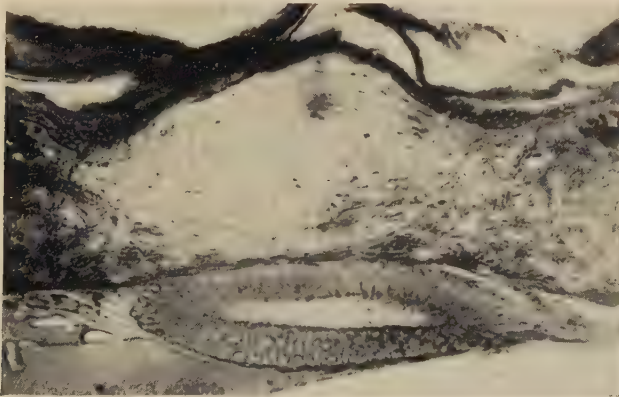


Abb. 10. *Agama stellio* L. Parietalauge, 15 μ , Bouin, Azan. Vergr. 250fach.

Nervenfasern durchziehen diesen Teil völlig ungeordnet. Im Lumen liegen in einem homogen gefärbten Sekret freie Zellen und freie acidophile Granula. Das Organ ist nervös versorgt. Vom kaudalen Rand des Nebenorgans (Abb. 9) zieht ein breites Nervenbündel nach kaudal, verläuft ventral der Epiphyse und mündet in die Commissura habenularis. Beim zweiten Exemplar kann man am Scheitelaug eine schwach bikonvexe Linse und eine wenig pigmentierte Retina unterscheiden (Abb. 10). Diese zeigt den für sie typischen Bau, ein Tractus parietalis zieht von ihr nach ventral. Die Mündungsstelle konnte nicht festgestellt werden, da es sich bei dieser Serie nur um einen dorsalen Schädelteil handelt.

Paraphyse und Dorsalsack

Der Basalteil der Paraphyse ist reich gefaltet, der distale glatt und schlauchförmig und endet im Winkel der Knickungsstelle der Epiphyse. Das Epithel beider Organe besteht aus isoprismatischen Zellen, die jedoch in der Paraphyse bedeutend kleiner sind und im Gegensatz zum Dorsalsack keine Cilien tragen. Die Commissura habenularis ist nur geringfügig aufgerichtet.

Das subcommissurale Organ ist bis ziemlich weit nach kaudal gut differenziert.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse zeigen gegenüber den vorher beschriebenen Tieren keine neuen Befunde.

Agama mutabilis Merrem

Epiphyse

Die Zirbeldrüse zeigt wenige, aber tiefe Falten und ist vom Zwischenhirndach vollkommen abgeschnürt. Der distale Teil ist wenig pigmentiert. Der Tractus pinealis besteht nur aus einigen Fasern und zieht in die Commissura caudalis. Die schlechte Fixierung läßt keine weitere Analyse zu.

Parietalaug

Die Linse ist nach der Kopfoberfläche zu konvex, die Retina nicht gut differenziert und nur wenig pigmentiert. Ein Tractus parietalis wurde nicht beobachtet. Über dem Scheitelaug ist das Bindegewebe nicht aufgelockert, und es treten hier Melanophoren auf. Eine typische Cornea fehlt daher.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe sind reich gefaltet und reichen bis zur halben Höhe des proximalen Epiphysenabschnittes. Die Commissura habenularis ist nur gering erhoben.

Das subcommissurale Organ ist bis weit nach kaudal gut differenziert.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse sind die gleichen wie bei den im vorangegangenen beschriebenen Formen.

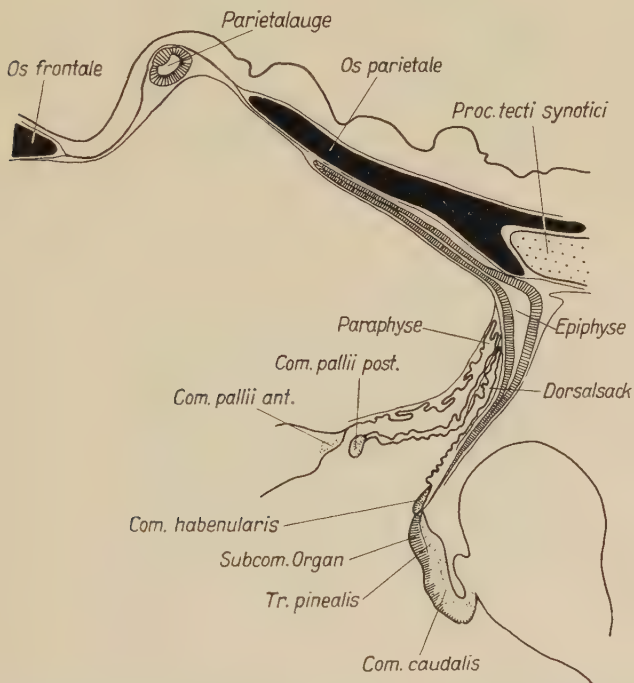
Agama agilis isolepis Blgr.

Abb. 11. *Agama agilis isolepis* Blgr. Medianschnitt durch die Parietalgegend. Vergr. 54fach.

Epiphyse

Ein Epiphysenstiel, dessen Lumen obliteriert ist, verbindet das Organ mit dem Zwischenhirndach (Abb. 11). Das Epithel ist ungefaltet und zeigt keine lokalen Verdickungen. Pigment findet man nur im distalen Abschnitt. Das Lumen enthält viele freie, pigmentierte, abgekugelte Zellen. Eine nähere histologische Beschreibung ist wegen schlechter Fixierung nicht möglich.

Parietalaug

Die Kopfoberfläche ist über dem Scheitelaug auffallend stark vorgewölbt. Die dorsoventrale Achse des Organs ist nach rostral geneigt, ein Verhalten, wie es von Spencer (1886) für *Hatteria* beschrieben wurde. Die Linse ist bikonvex, ein Tractus parietalis wurde nicht beobachtet. Die Cornea zeigt die typische Auflockerung des Bindegewebes. In ihrem Bereich ist das Stratum basale der Epidermis erhöht.

Paraphyse und Dorsalsack

Beide Organe nehmen bezüglich ihrer Faltenbildung ebenso wie die Hebung von Commissura habenularis und Commissura caudalis eine Zwischenstellung zwischen *Phrynocephalus scutellatus* und *Agama ruderata* ein. Die Commissura habenularis steht in gleicher Richtung wie die nach rostral anschließende Kaudalwand des Dorsalsackes, die hier leicht gewellt ist.

Subcommissurales Organ

Das Epithel ist bis weit nach kaudal hin ziemlich hoch.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse sind wieder die gleichen wie bei den oben beschriebenen Formen.

Leiocephalus schreibersii Gravenhorst

Parietalaug

Die Linse des großen, bläschenförmigen Organs ist nach dem Lumen zu plankonvex. Im Zentrum tritt etwas Pigment auf, ebenso ist die Retina stark pigmentiert. Ein Tractus parietalis wurde nicht gefunden. Das Organ liegt in einer nur der Größe des Scheitelauges entsprechenden frontoparietalen Fontanelle. Die Epidermis ist hier etwas vorgewölbt und das Bindegewebe aufgelockert. Melanophoren treten nicht auf.

Das übrige Gehirn war vollkommen zerstört.

Ceratophora stoddartii Gray

Epiphyse

Die Zirbeldrüse ist durch einen aus Ependymzellen bestehenden Stiel mit dem Zwischenhirndach verbunden. Ihr Proximalteil zeigt

Wandverdickungen und wenige, jedoch tiefe Falten, während die Wand des hier sehr kurzen Distalteils glatt und ungefaltet ist. In apikalen Zellabschnitten findet man vereinzelt wenig Pigment. Der Tractus pinealis zieht in die Commissura caudalis.

Parietalauge

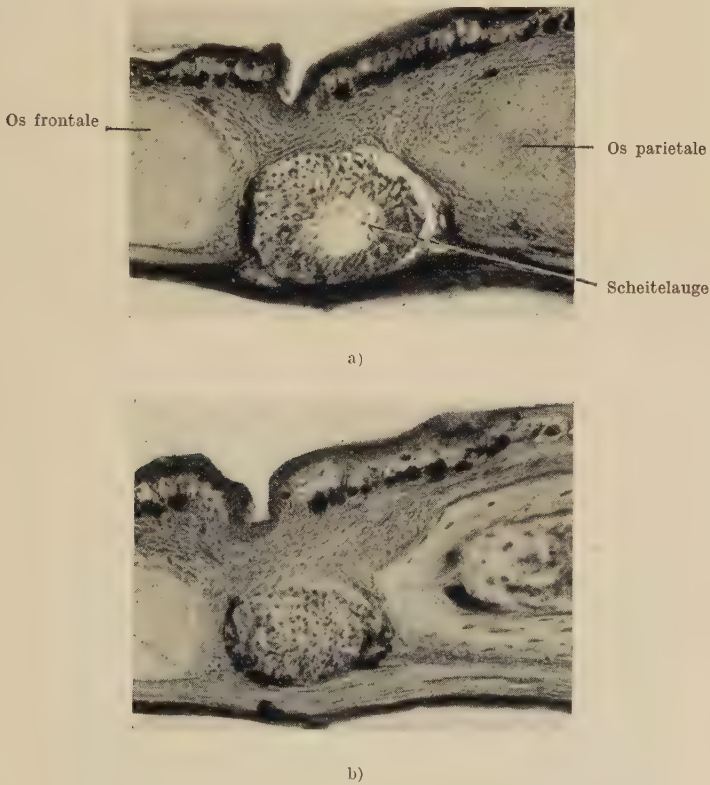


Abb. 12. *Ceratophora stoddartii* Gray. a) Scheitelorgan, sag. 30 μ , Alkohol, Azan. Vergr. 250fach, b) Melanophor umgreift Scheitelaugen, sag. 30 μ , Alkohol, Azan. Vergr. 250fach.

In einer kleinen frontoparietalen Fontanelle liegt das Scheitelauge als ein kugelförmiges Bläschen, dessen Epithel überall gleich hoch ist. Es ist nicht in Linse und Retina differenziert (Abb. 12a). Pigment sowie eine Corneabildung fehlen. Das Bindegewebe über dem Organ ist kompakt, und es treten in diesem Bereich Melanophoren auf. Auch das Parietalaugen selbst wird von Melanophoren umgeben, die es mit ihren fingerförmigen Fortsätzen umgreifen (Abb. 12b).

Paraphyse und Dorsalsack

Die wenig gefaltete Paraphyse reicht mit ihrem distalen Ende bis zur Knickungsstelle der Epiphyse. Der Dorsalsack endet bereits in halber Höhe des proximalen Epiphysenastes. Rostral der gering erhobenen Commissura habenularis zeigt das Epithel des Dorsalsackes ähnlich wie bei *Agama rudrata* ein Büschel zottenförmiger Bildungen, deren Zellen pigmentiert sind.

Das subcommissurale Organ ist bis weit nach kaudal hin gut differenziert.

Blutversorgung und Bindegewebsverhältnisse weichen auch hier nicht von den bereits früher beschriebenen Formen ab.

Moloch horridus Gray

Bei dem teilweise zerstörten Gehirn war nur der Dorsalteil intakt. Es können daher nur Parietalaug und Distalteil der Epiphyse beschrieben werden.

Epiphyse

Die Zirbel reicht mit ihrem distalen Teil bis unter das Scheitelauge. Abb. 13 zeigt nur einen schrägen Anschnitt.

Parietalaug

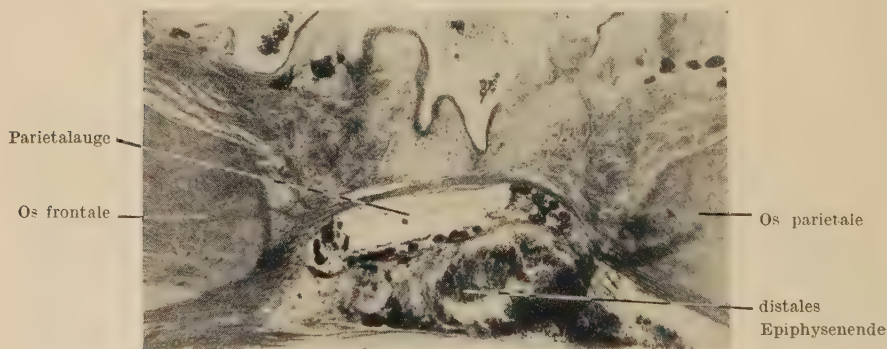


Abb. 13. *Moloch horridus* Gray. Parietalaug und distales Epiphysenende in der frontoparietalen Fontanelle, sag. 30 μ , Alkohol, Azan. Vergr. 250fach.

Das Scheitelauge ist ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen, das in einer Öffnung des Os frontale liegt, die mit der Frontoparietalnaht kommuniziert. Die dorsale Wand des Organs ist unpigmentiert und nicht linsenartig verdickt. Die Retina enthält reichlich Pigment.

Im Lumen des Bläschens findet man auch einige freie, pigmentierte Zellen. Über dem Organ ist das subcutane Bindegewebe aufgelockert, die Kopfoberfläche ist völlig unregelmäßig (Abb. 13).

Deutungsversuch der Variabilität in der Differenzierung von Parietalaug und Epiphyse

Seit Spencer (1886) war es allgemein üblich, die rezenten Reptilien auf Grund der Ausbildungsform des Scheitelauges in starre Gruppen, die keine fließenden Übergänge zeigten, einzuteilen. Der Autor unterscheidet zwischen Tieren, die ein voll funktionsfähiges Scheitelaug besitzen, solchen die nur ein rundes Bläschen an Stelle eines in Linse und Retina differenziertes Parietalaug aufweisen (*Cyclodus gigas* und *Chamaeleo*) und jenen, denen ein rostrales Parietalorgan vollständig fehlt. V. Boveris Korrektur (1925) ändert nichts an der Starrheit dieser Einteilung. Sie lehnt nur auf Grund eines Befundes von Schmidt (1909), der bei *Cyclodus gigas* eine Linsenbildung vorfindet, die zweite Gruppe Spencers ab, sieht *Chamaeleo* als eine Ausnahmeform an und unterscheidet nur mehr zwischen Tieren, die ein gut ausgebildetes Scheitelaug besitzen und solchen, denen es fehlt.

Versucht man, die hier gewonnenen Ergebnisse in der Einteilung von Spencer bzw. Boveri unterzubringen, so steht man bald vor einigen Schwierigkeiten. Es gibt Grenzfälle, die weder der einen noch der anderen Gruppe angehören. Es ist wohl nicht möglich, ein Tier, das zwar ein Parietalaug besitzt, das auch in Linse und Retina differenziert ist, aber keinen Tractus parietalis aufweist — z. B. *Phrynocephalus scutellatus* — jener Gruppe zuzuordnen, die ein „voll funktionsfähiges“ Scheitelaug aufweisen soll. Ähnliche Schwierigkeiten ergeben sich bei der Einordnung jener Tiere, deren Retina verschieden hoch differenziert ist. So kann es vorkommen, daß die Ausbildung einer Nervenfaserschicht unterbleibt (*Agama rudrata*) bzw. eine Unterscheidung zwischen Sinneszellen und Pigmentzellen nicht mehr getroffen werden kann. Es ist nun möglich, die hier gewonnenen Ergebnisse so anzuordnen, daß sie eine Merkmalsreihe mit fließenden Übergängen zwischen den beiden Extremfällen, voll differenziertes Scheitelaug (*Phrynocephalus undulatus*) und völligem Fehlen des Parietalauges (*Agama caucasica*) beschreiben.

So gilt als typisches Merkmal eines gut differenzierten Scheitelauges ein ausgeprägter Dorsoventralverlauf der Bindegewebsfasern

der Subcutis im Bereich der sog. Cornea. So deutlich ausgebildet wie z. B. bei *Anguis fragilis* (Nowikoff, 1907, 1910, Trost, 1953a) ist diese Struktur bei Agamen nicht. Die Dorsoventralausrichtung der Subcutisfasern ist bei einzelnen Arten mit relativ gut differenziertem Scheitelauge (*Phrynocephalus scutellatus* und *P. scutellatus* var. *carinipes*) angedeutet, bei den meisten hier untersuchten Tieren jedoch (*Phrynocephalus undulatus*, *P. helioscopus*, *P. maculatus*, *Agama rudrata*, *A. pallida*, *A. agilis*, *A. agilis isolepis*, *A. stellio*) finden wir im Bereich der Cornea das subkutane Bindegewebe nur aufgelockert, wobei die Fasern völlig ungeordnet verlaufen. Zeigt das Scheitelorgan keine Differenzierung in Linse und Retina mehr, so unterbleibt auch diese Auflockerung über dem Organ (*Agama microlepis*, *Ceratophora stoddartii*) und das Bindegewebe ist hier ebenso kompakt wie an anderen Stellen in der frontoparietalen Fontanelle. In diesen Fällen liegen auch über dem Scheitelauge in der Subcutis Melanophoren, die sonst hier fehlen.

Eine Konvexität der Dorsalwand des Parietalaugenbläschens — eine Linsenbildung — ist ebenfalls kennzeichnend für ein gut differenziertes Scheitelauge. Dagegen kann die Einebnung dieser Fläche wohl als ein Rückschritt in der Ausbildung angesehen werden (*Ceratophora stoddartii*, *Agama microlepis*, *A. mutabilis*).

Ebenfalls kann ein Scheitelauge, das keine nervösen Verbindungen zum Gehirn aufweist, nicht als „voll funktionsfähig“ bezeichnet werden (vgl. Trost, 1953b). Während Spencer (1886), Owsjannikoff (1888), Mc. Kay (1888) und W. J. Schmidt (1909) bei keiner von ihnen untersuchten Agame einen Tractus parietalis fanden, konnte hier bei *Phrynocephalus undulatus* und *Agama stellio* eine nervöse Verbindung des Parietalauges mit dem Gehirn nachgewiesen werden. An jener Stelle in der Retina, an der die Nervenfaserschicht zu erwarten wäre, liegt in solchen Fällen eine körnig erscheinende Schicht. Möglicherweise ist diese degeneriert, wird jedoch ontogenetisch noch angelegt. Eine Klärung dieser Frage würde nur eine ontogenetische Untersuchung solcher Fälle ergeben, die jedoch mangels embryologischen Materials nicht möglich war.

Zu diesen Unterschieden in der Differenzierung des Scheitelauges, die sich nicht in die Einteilung von Spencer bzw. Boveri einordnen lassen, kommen noch weitere: das Fehlen von Pigment in der Retina (*Agama microlepis*, *Ceratophora stoddartii*) und das Ausbleiben einer Differenzierung in Sinneszellen und Pigmentzellen. Diese Erscheinungen der Entdifferenzierung treten keinesfalls stets

in der hier aufgezählten Reihenfolge auf und können beim gleichen Individuum in verschiedenen Organteilen unterschiedlich ausgeprägt sein.

Außerdem kann es auch bei Agamen zu einem vollständigen Verlust des Scheitelauges kommen wie bei *Agama caucasica*. Im Gegensatz dazu stehen die Befunde von Owsjannikoff (1888) und W. J. Schmidt (1909). Ersterer beschreibt bei dieser Tierart ein verhältnismäßig sehr großes Parietalauge, dessen Retina aus „gut entwickelten und pigmentierten Stäbchen mit glänzenden, stiftförmigen Fortsätzen“ (p. 17) besteht und dessen Linse allmählich in die Retina übergeht. Schmidt erwähnt, daß seine Schnittserie nicht gut erhalten war und er nur ein dorsoventral abgeflachtes Bläschen als Parietalauge erkennen konnte. Die Frage, ob es sich hierbei um eine Variation innerhalb einer Art handelt, oder ob der Befund Owsjannikoffs wegen mangelhafter Technik und Schmidts wegen schlecht erhaltener Serie unrichtig sind, muß offengelassen werden. Allerdings soll hier nochmals darauf hingewiesen werden, daß der distale Teil der Epiphyse von *Agama caucasica* ringförmige Einschnürungen zeigt, so daß es möglich ist, in Randschnitten getrennte Anschnitte zu erhalten, die, da sie außerdem in der großen frontoparietalen Fontanelle liegen, für zwei getrennte Organe gehalten werden können. Die Beobachtung von Spencer (1886), daß bei *Lyriocephalus* und *Moloch horridus* ein bläschenförmiges Scheitelaug durch einen soliden Stiel mit der Epiphyse in Verbindung stehen soll, wurde von Studnička (1905) folgendermaßen gedeutet. Das bläschenförmige Organ soll nicht das Parietalaug darstellen, sondern sei seiner Meinung nach die erweiterte Endblase der Epiphyse. Bei *Moloch horridus* konnten die Verhältnisse geklärt werden. Es tritt hier ein Scheitelaug auf und dicht ventral davon liegt bereits das distale Epiphysenende.

Es ist nun auffallend, das gleichzeitig mit den verschiedenen Umbildungen im Parietalaug auch im Epiphysenaufbau Änderungen auftreten. Bei gut differenzierten Scheiteläugen (z. B. *Phrynocephalus scutellatus* und *Agama agilis*) ist die Epiphyse schlauchförmig. Das Epithel des Organs ist einheitlich hoch oder zeigt nur vereinzelt geringe Verdickungen. In diesen Fällen ist die Epiphyse durch einen Stiel, der aus Ependymzellen besteht, mit dem Zwischenhirndach verbunden und relativ stark pigmentiert. Je weniger das Scheitelaug differenziert ist, desto größer wird in der Epiphyse die Tendenz zur Oberflächenvergrößerung. Die nun vom Zwischen-

hirndach abgeschnürte Zirbeldrüse (die Abgliederungsstelle vom Gehirn wird meist noch durch einen Recessus pinealis angezeigt) wird zuerst im proximalen (*Agama stellio*), bei weiterer Differenzierung auch im distalen Abschnitt (*Agama microlepis*) gefaltet. Außerdem wird die Innervation reichlicher, und das Pigment tritt zurück. Nowikoff (1910) beschreibt bereits bei *Lacerta*, daß der Epiphysennerv nicht in die Commissura caudalis mündet, sondern ein schwaches Bündel auch in die Commissura habenularis zieht. Dieser Befund konnte für sämtliche hier untersuchten Agamen bestätigt werden.

Wenn man von der Voraussetzung ausgeht, daß die Stammformen der rezenten Reptilien ein gut ausgebildetes Scheitelauge gehabt haben, so besteht einige Berechtigung, diese Merkmalsreihe vom gut ausgebildeten Scheitelauge, mit Linse, Retina, Parietalnerv und Cornea über weniger gut differenzierte Organe ohne Tractus parietalis, Unterbleiben der Differenzierung in Sinneszellen und Pigmentzellen und fehlender Konvexität der dorsalen Bläschenwand bis zu einem vollständigen Verlust, im Sinne einer Involutionsreihe zu deuten. Es ist auffallend, daß parallel zur Involutionsreihe des Scheitelauges die Epiphyse eine bessere Ausdifferenzierung erfährt, so daß rezente Formen mit rückgebildetem Parietalaug die am höchsten differenzierte Epiphyse besitzen und umgekehrt.

Lage und Form der Bildungen des dorsalen Zwischenhirns in Abhängigkeit von der Stellung des Vorderhirns

Die Form des Zwischenhirndaches wird durch die Streckung des embryonal ursprünglich nach ventral gebeugten Gehirns beeinflusst. Dabei werden die ependymalen Bildungen des dorsalen Zwischenhirns zusammengeschoben und so die Strecke zwischen Paraphysenbasis und Epiphysenbasis erheblich verkürzt. Auf diesen Prozeß wiesen bereits Dendy (1899) bei *Hatteria* und Nowikoff (1910) bei *Lacerta* hin. Einzelne Stadien dieses Vorgangs während der Embryonalzeit sind bei Trost (1953b, Abb. 5–8) für *Anguis fragilis* abgebildet. Das Ausmaß dieser Gehirnstreckung ist bei den einzelnen Familien der Reptilien verschieden (Trost, 1956). Es konnte beobachtet werden, daß mit zunehmender Vergrößerung der Orbita die Hemisphären entsprechend nach dorsokaudal verdrängt werden. Dies bedeutet eine verschieden starke Elevation des Vor-

derhirns und damit eine Überstreckung des Gehirns. Die Merkmalsreihe, kleine Orbitae — gestrecktes Gehirn zu großen Orbitae — stark eleviertes Vorderhirn, führt von Scinciden über einzelne Vertreter der Lacertiden und die Iguaniden zu den Agamiden. Innerhalb der letzten Familie kann sogar noch eine unterschiedliche Hebung beobachtet werden. Bei der Gattung *Phrynocephalus*, bei *Agama agilis*, *A. microlepis* und *A. caucasica* sind die Hemisphären stärker eleviert, und die Lordose im Rhombencephalon ist ausgeprägter. Das erhobene und nach kaudal verlagerte Vorderhirn überdeckt einen Teil des Diencephalon. Dieser Anteil ist um so größer, je stärker die Hebung ist. Das Zwischenhirndach wird dabei weiter zusammengepreßt. Mit zunehmender Stauchung weicht der gesamte Organkomplex nach dorsal aus (Abb. 1).

Daß es sich hierbei nicht um eine Sonderform bei den Reptilien handelt, sondern daß diese Stauchung des Zwischenhirns und die damit verbundenen gegenseitigen Lageänderungen der Bildungen des dorsalen Diencephalon im direkten Zusammenhang mit der Stellungsänderung des Vorderhirns stehen, beweisen außerdem die Befunde von Starck (1955 p. 38) an Ratiten. Daraus ergibt sich nun die Frage, welche Formen der Bildungen des Zwischenhirndaches im einzelnen in Korrelation zu dieser Stauchung stehen, welche davon unabhängig sind und ob die gegenseitigen Lagebeziehungen der einzelnen Organe abhängig von der Hebung des Vorderhirns sind.

So wurde bereits ausgeführt (Trost, 1956), daß bei gestreckten Gehirnen — z. B. Scinciden — das Parietalaug im Foramen parietale innerhalb des Scheitelbeines liegt. Mit zunehmender Vergrößerung der Orbitae und der damit verbundenen Hebung des Vorderhirns rückt das Foramen parietale innerhalb des Os parietale nach rostral. Kommt es in den Bereich der frontoparietalen Fontanelle (Agamen und Iguaniden), so kann es in dieser ganz oder teilweise aufgehen (vgl. Trost, 1956). Bei Tieren mit noch stärker gehobenem Vorderhirn finden wir das Foramen parietale im Os frontale (*Chamaeleon pumilus*). Wir sehen, daß die Lage des Scheitelauges im Schädel abhängig von der verschieden starken Elevation des Vorderhirnes ist, und zwar liegt es in den Knochen des Schädel-daches um so weiter rostral, je stärker das Gehirn eleviert ist.

Über die Epiphyse schreibt Schmidt (1909) S. 368: „... das Großhirn sucht dieses Organ nach hinten auf das Mittelhirn zu überlagern ...“ Vergleicht man die Abbildungen 14, 15, 16, 17

und 1, so sieht man, daß trotz zunehmender Hebung und Dorso-kaudalverlagerung der Hemisphären (vgl. Abb. 2a—c in *Trost*, 1956) keine bedeutenden Änderungen in der Stellung der Epiphyse auftreten. Entscheidend dabei ist die Stellung des proximalen Epiphysenabschnittes. Unwichtig ist es, ob die Epiphyse mit dem Zwischenhirndach noch durch einen aus Ependymzellen bestehenden Stiel in Verbindung steht oder nicht. Beides kommt bei gleicher Stellung vor und ist nur ein Kennzeichen für den verschiedenen hohen Differenzierungsgrad dieses Organs. Im allgemeinen unterscheidet man bei der Zirbeldrüse einen proximalen Abschnitt, der vom Zwischenhirn zur Schädeldecke aufsteigt, und einen distalen, der unterhalb dieser nach rostral zieht, den „Endzipfel“ (*Schmidt*, 1909). Dieser ist sehr verschieden lang. Während er bei den meisten Lacertiden relativ kurz ist, wechselt seine Länge bei Agamen außerordentlich (*Agama caucasica*, *Ceratophora stoddartii*). Die Keulenform der Epiphyse ist nach *Schmidt* sehr selten. Dieser Autor versucht, die Form des Organs folgendermaßen zu erklären. Der erwähnte Endzipfel steht nach *Schmidt* durch einen Bindegewebsstrang mit dem Parietalaug in Verbindung. Das vom Gehirn völlig abgetrennte Scheitelaug ist nach seiner Ansicht im Foramen parietale fixiert und stellt einen festen Punkt dar, „der vom Wachstum des Gehirns wenig beeinflusst ist ...“ (S. 368). Diese Bindegewebsverbindung zwischen dem im Foramen parietale fixierten Scheitelaug und der Epiphyse, die, wie vorher bereits erwähnt wurde, nach *Schmidt* nach kaudal verdrängt wird, soll bei der Rückverlagerung der Hemisphären bewirken, daß das distale Epiphysenende zum „Endzipfel“ ausgezogen wird. Einen Beweis seiner Annahme sieht *Schmidt* darin, daß bei *Voeltzkovia* und *Zonosaurus* bei fehlendem Parietalaug eine keulenförmige Epiphyse auftritt. Beurteilt man diese Meinung nun kritisch nach den hier gewonnenen Ergebnissen, so ist vor allem die Annahme irrig, daß das Scheitelaug durch seine Lage im Schädeldach vom Wachstum des Gehirns unbeeinflusst bleibt. Die Streckung des embryonal gebeugten Gehirns erfolgt zu einem Zeitpunkt, zu dem die Deckknochen des Schädeldaches noch gar nicht ausgebildet sind (vgl. *Trost*, 1953 a). Außerdem konnte gezeigt werden, daß es bei der verschieden starken Elevation des Vorderhirns zu einer relativen Vorverlagerung des Parietalauges kommt. Es muß hier eingewandt werden, daß es sich bei der „bindegewebigen Verbindung“ um die Dura secundaria handelt, die zwar die beiden Organe mit je einem dorsalen und ven-

tralen Blatt umfaßt, an ihnen aber nicht fest verankert ist. Infolgedessen ist schwer einzusehen, daß über diese Bindegewebsfasern eine Zugwirkung vom Parietalaug auf die Epiphyse ausgeübt werden kann. Als Gegenbeweis kann *Agama caucasica* angeführt werden, bei der bei fehlendem Parietalaug der distale Epiphysenteil als sehr langer „Endzipfel“ in der großen frontoparietalen Fontanelle liegt.

Im Gegensatz zur Epiphyse bestehen zwischen Form und Lage von Paraphyse und Dorsalsack und der Elevation des Vorderhirns weitgehend Korrelationen. Wie schon eingangs erwähnt, wird das dorsale Zwischenhirn durch die Streckung bzw. Überstreckung des Gehirns zusammengestaucht. Die Strecke zwischen rostralem, proximalen Paraphysenende und der Abschnürungsstelle der Epiphyse vom Gehirn (*Recessus pinealis*) wird dabei kürzer. Außerdem ändert sich auch die Stellung von Paraphyse und Dorsalsack. Der basale Abschnitt dieser beiden Organe scheint nach kaudal verdrängt zu sein, so daß ihre Stellung zunehmend steiler wird (Abb. 14, 15, 16, 17 und 1). Bemerkenswert ist weiterhin, daß anscheinend die Menge der Falten in Dorsalsack und Paraphyse in Beziehung zur verschieden starken Elevation des Vorderhirns steht. So finden wir bei Tieren mit gestrecktem Gehirn (*Lacerta saxicola defilippii*, Abb. 15 und *Chalcides chalcides*, Abb. 14) eine sehr reich gefaltete Epiphyse und einen ebensolchen Dorsalsack. Mit zunehmender Hebung wird diese Faltenbildung geringer. Innerhalb der Familie der Agamiden ist die Faltung verschieden ausgebildet. So sind z. B. bei den hier untersuchten Vertretern der Gattung *Phrynocephalus*, bei *Agama caucasica* und *A. microlepis* die Paraphyse und der Dorsalsack nur wenig gefaltet, und die kaudale Wand des Dorsalsackes legt sich meist glatt der rostralen Wand der Epiphyse an. Bei Tieren mit weniger stark erhobenem Vorderhirn und geringerer Lordose im Rhombencephalon (z. B. *Agama rudrata*) sind Paraphyse und Dorsalsack bedeutend stärker gefaltet. Nach rostral an die Commissura habenularis anschließend ragt von der Kaudalwand des Dorsalsackes bei Vertretern der letzten Gruppe (*Agama rudrata* und *A. agilis*) ein Büschel zottenförmiger Ausstülpungen ins Lumen hinein. Die Länge von Paraphyse und Dorsalsack ist wie die des Endzipfels der Epiphyse sehr variabel, und es lassen sich hier keine Gesetzmäßigkeiten erkennen.

Durch die Hebung des Vorderhirns wird einerseits die Strecke zwischen Paraphyse und Epiphyse verkürzt, andererseits jedoch

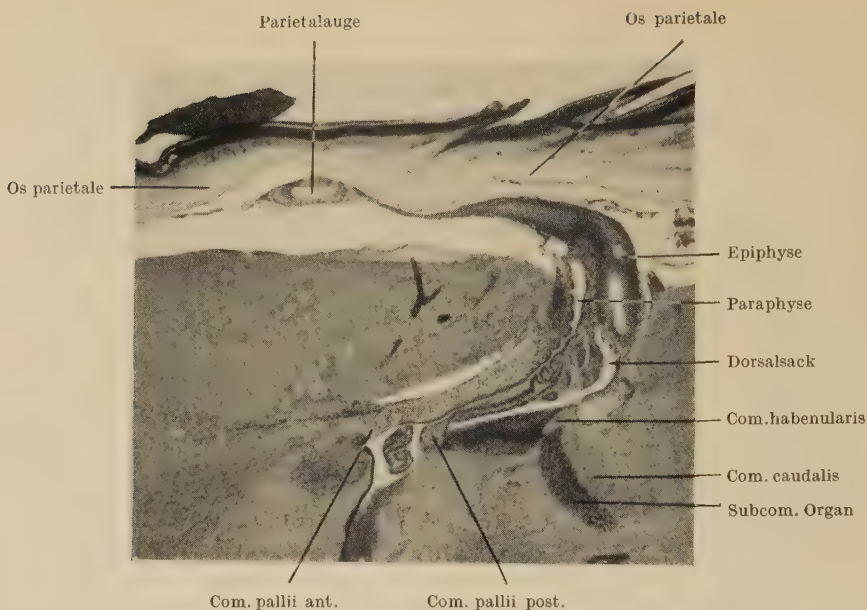


Abb. 14. *Chalcides chalcides* L. Parietalgegend, sag. 10 μ , Zenker, Azan. Vergr. 66fach.

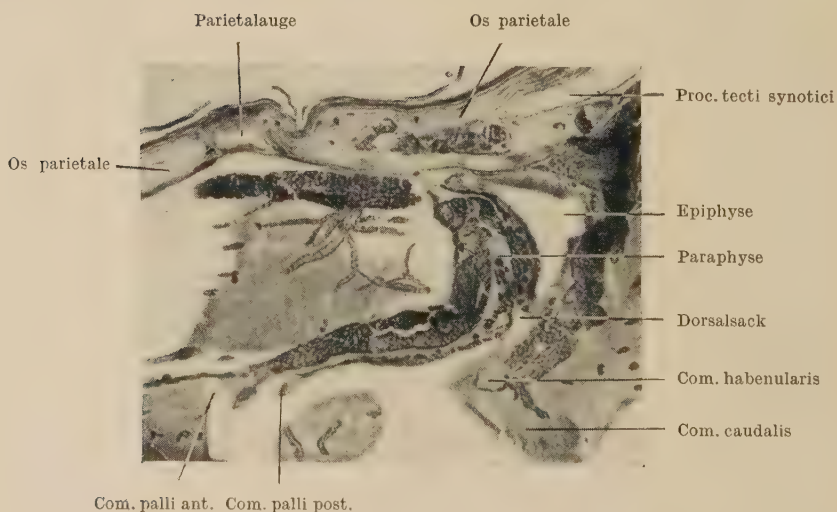


Abb. 15. *Lacerta saxicola defilippii* Camerano. Parietalgegend, sag. 8 μ , Formol, Azan. Vergr. 74fach.

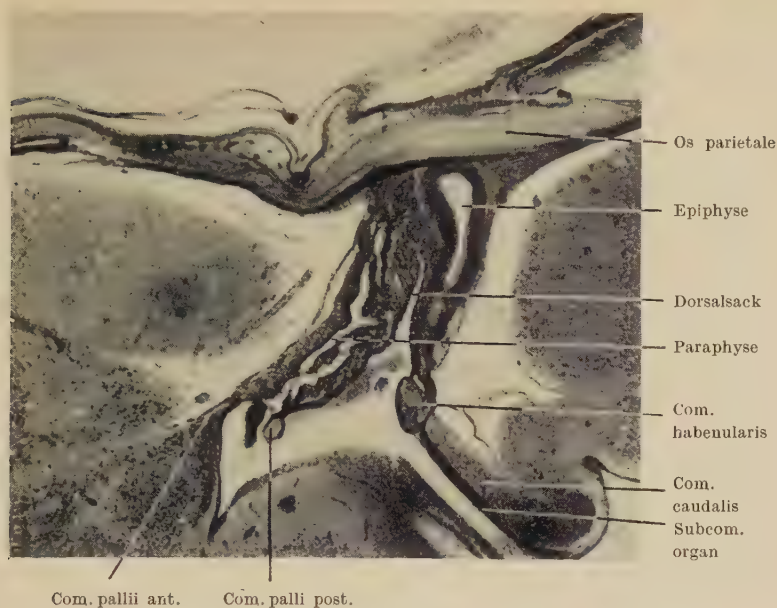


Abb. 16. *Eremias velox* Pallas. Parietalorgane, sag. 10 μ , Formol, H. E. Vergr. 45fach.

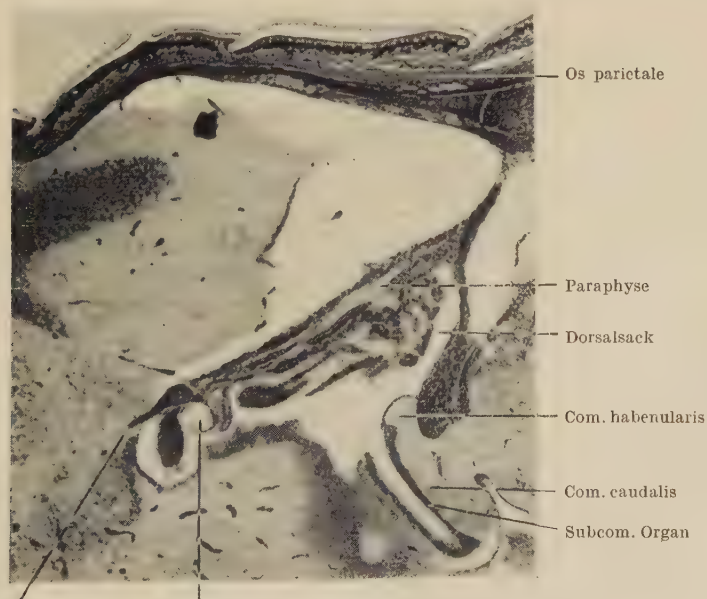


Abb. 17. *Liolaemus pictus* Lesson. Parietalgegend, sag. 15 μ , Formol, Azan. Vergr. 40fach.

auch eine Hebung von Commissura habenularis und Commissura caudalis bewirkt. Bei gestreckten Gehirnen (z. B. bei *Lacerta saxicola defilippii*, Abb. 15) liegen beide Kommissuren hintereinander in nahezu rostrokaudaler Richtung, so daß ein stumpfer, nach ventral weit offener Winkel entsteht. Mit zunehmender Elevation des Vorderhirns wird auch die Stellung dieser beiden Kommissuren geändert, so daß sie bei Agamen von rostradorsal nach kaudoventral gerichtet sind. Dabei kommt es zu einer fast rechtwinkligen Abknickung entweder zwischen Commissura habenularis und Commissura caudalis (*Eremias velox*) oder zwischen kaudaler Dorsalsackwand und Commissura habenularis (*Agama rudrata*), oder die Hebung wird so stark, daß die Commissura habenularis und der gesamte Rostralabschnitt der Commissura caudalis in der gleichen Richtung wie die Kaudalwand des Dorsalsackes stehen und die Abwinkelung im kaudalen Teil der Commissura caudalis liegt. Damit im Zusammenhang steht die verschiedene Ausbildung des subcommissuralen Organs. Je weiter kaudal die Knickung im Bereich der Commissura caudalis liegt, desto weiter nach kaudal ist auch das Subkommissuralorgan ausdifferenziert. Zur Knickungsstelle hin wird das Epithel niedriger und ist in ihrem Bereich nur mehr plattenförmig.

Über das sogen. Velum transversum der Lacertilier

Bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Cyclostomen und der Säugetiere „wird die Decke des Zwischenhirns durch eine tiefe, quere Falte gegliedert, die die Grenze zwischen Vorderhirn und Zwischenhirn bildet. Diese Falte, Plica diencephalica oder auch Velum transversum genannt, ist eine der wichtigsten Grenzmarken des Gehirns“ (Haller v. Hallerstein, 1934, S. 278). Bei Reptilien wird es allgemein beschrieben (Dendy, 1899; Elliot Smith, 1902; Studnička, 1905; W. J. Schmidt, 1909; Nowikoff, 1910; Warren, 1911; Boveri, 1925; Trost, 1953 b). Nach Haller v. Hallerstein (1934) ist das Velum transversum bei Reptilien sehr gut ausgebildet, dagegen schreibt Schmidt (1909), daß es sehr kurz sei und weist außerdem auf die Beziehung zu Paraphyse und Dorsalsack hin. Seiner Beschreibung nach ist die rostrale Wand des Velum transversum die Fortsetzung der kaudalen der Paraphyse und die kaudale Wand des Velum die Fortsetzung der rostralen des Dorsalsackes. Daß das vordere Blatt des Velum gleichzeitig die kaudale Wand der Paraphyse und das kaudale Blatt des Velum

gleichzeitig die rostrale Wand des Dorsalsackes darstellt, beschrieb ich bereits früher (Trost, 1953 b), blieb aber ebenfalls bei der Bezeichnung *Velum transversum* für diese Falte. Bei näherer Betrachtung der Abbildungen von Sagittalschnitten der Agamen (Abb. 1, 4, 5, 6, 7 und 8) sowie *Chalcides chalcides* (Abb. 14), *Lacerta saxicola defilippii* (Abb. 15), *Eremias velox* (Abb. 16) und *Liolaemus pictus* (Abb. 17) fällt folgendes auf: Berücksichtigt man, daß die Paraphyse und die Epiphyse Ausstülpungen des dorsalen Gehirns sind (auf die Frage der Zugehörigkeit der Paraphyse zu Vorder- oder Zwischenhirn soll hier nicht eingegangen werden), so besteht die Berechtigung, zwischen rostralem, proximalem Paraphysenende und der Abschnürungsstelle der Epiphyse von der Hirnwand, dem Recessus pinealis, eine Verbindungslinie zu ziehen und diese als gemeinsame Basis der Ausstülpungen zu bezeichnen. Bemerkenswert ist es nun, daß in dieser Verbindungslinie das ventrale Ende, der Umschlagspunkt des „*Velum transversum*“ liegt. Bei den hier untersuchten Vertretern der Reptilien hängt ein *Velum transversum* nicht vorhangartig in den dritten Ventrikel, wie es von den meisten Autoren beschrieben wird. Auch die Auswertung der Abbildungen von Schmidt (1909) und Studnička (1905) unter diesem Gesichtspunkt brachte das gleiche Ergebnis.

Im Winkel dieser Falte liegt bei Rhynchocephalen und Lacertiliern eine Kommissur, die *Commissura pallii posterior*, die von Rabl-Rückhardt (1894) entdeckt und als *Commissura fornicis* bezeichnet wurde. Elliot Smith (1902) nennt diese Kommissur bei *Hatteria* *Commissura aberrans*. W. J. Schmidt (1909) kann sie bei sämtlichen von ihm untersuchten Vertretern der Lacertilier nachweisen und übernimmt auch die Bezeichnung von Smith. Haller v. Hallerstein (1934) beschreibt sie als *Commissura pallii posterior* und als eine Abspaltung von der *Commissura pallii anterior* (= *Commissura dorsalis*). Sie liegt ungefähr auf der gleichen Höhe wie die letztere.

Verbindet man nun die *Commissura pallii anterior* mit der *Commissura caudalis* in gestreckten Gehirnen (*Lacerta saxicola defilippii*), so fällt auf, daß die *Commissura pallii posterior*, *Commissura habenularis* und *Commissura caudalis* einen nach ventral weit offenen stumpfen Winkel bilden, dessen Scheitel in der *Commissura habenularis* liegt.

Es liegt hier eigentlich eine zweite, kaudale Kommissurenplatte vor, die durch Ausstülpungen des Zwischenhirns nach dorsal unter-

brochen wird. Mit zunehmender Stauchung des Gehirns wird die bei gestreckten Gehirnen geringe Abknickung zwischen Commissura caudalis und Commissura pallii anterior so verstärkt, daß bei Agamen ein spitzer Winkel entsteht, dessen Scheitel in der Commissura habenularis liegt (Abb. 18). Auch diese Knickung innerhalb

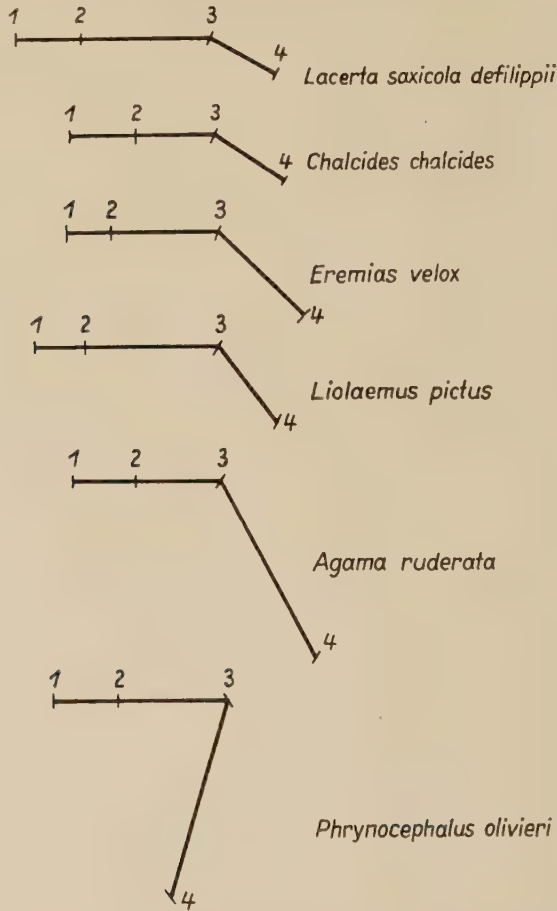


Abb. 18. Schema der Knickung der „kaudalen Kommissurenplatte“.

1. Com. pallii ant. 2. Com. pallii post. 3. Com. habenularis 4. Com. caudalis.

der kaudalen Kommissurenplatte ist keineswegs eine besondere Eigentümlichkeit der Reptilien. Sie wird z. B. auch bei Vögeln in gleicher Weise bei ähnlicher Stauchung des Zwischenhirndaches durch ein nach kaudal drängendes Vorderhirn gefunden, wie Abb. 8 bei Starck (1955) zeigt. Dort ist ein Medianschnitt durch das Gehirn eines erwachsenen Apteryx dargestellt, in dem die kaudale

Kommissurenplatte in sich spitzwinkelig gekickt ist, wobei der Scheitel dieser Abwinkelung ebenso wie bei den hier untersuchten Reptilien in unmittelbarer Nähe der Commissura habenularis liegt. Auch bei derartig scharf abgewinkelter kaudalen Kommissurenplatte bleibt jedoch jene Linie gerade, die das rostrale, proximale Paraphysenende mit dem Recessus pinealis verbindet und in deren Verlauf die ventrale Umschlagsstelle des sogenannten Velum transversum liegt. Diese Falte entsteht lediglich dadurch, daß auf Sagittalschnitten die einander zugekehrten Wände von Paraphyse und Dorsalsack, beides Ausstülpungen des Gehirns, aneinanderliegen. Es ist demnach kein Grund vorhanden, diese Falte bei Lacertiliern als Velum transversum zu bezeichnen, das vorhangartig in den dritten Ventrikel hineinragen müßte. Meiner Definition (Trost, 1953 b, S. 334) „Die rostrale Wand des Velum transversum ist gleichzeitig die kaudale Wand der Paraphyse, die kaudale Wand des Velum transversum gleichzeitig die rostrale Wand des Dorsalsackes“ ist nun hinzuzufügen, daß auf Grund der hier gewonnenen Ergebnisse die Existenz eines echten Velum transversum bei Lacertiliern abgelehnt werden muß.

Zur Frage der Kausalzusammenhänge zwischen der Elevation des Vorderhirns und Veränderungen am Zwischenhirndach

Die aufgezeigte Korrelation zwischen Form und Lage der Bildungen des dorsalen Diencephalon und der allgemeinen Hirnform und -stellung legt es nahe, hier nach Kausalzusammenhängen zu suchen. Bei manchen Verhältnissen sind die kausalen Beziehungen ohne weiteres zu erkennen. So wird z. B. durch Vergrößerung der Orbitae das Vorderhirn aufgerichtet, dadurch wird das Zwischenhirndach in rostrokaudaler Richtung zusammengeschoben. Diese Stauchung des Zwischenhirndaches wirkt sich auch auf die Stellung der „kaudalen Kommissurenplatte“ (s. S. 183) aus, die ebenfalls in sagittaler Richtung zusammengedrängt wird. Dabei werden die Abgangsstellen von Paraphyse und Dorsalsack kaudalwärts verlagert. Beide Organe, die sich mit ihren distalen Abschnitten an die Rostralwand der Epiphyse anlegen und ursprünglich schräg nach kaudodorsal zogen, müssen sich nun aufrichten und steiler nach dorsal verlaufen. Ebenfalls eine Folge der Stauchung des Zwischenhirndaches ist die kyphotische Knickung innerhalb der kaudalen Kommissurenplatte, die bei Tieren mit gestreckten Gehirnen bereits angedeutet ist (*Chalcides chalcides*, *Lacerta saxicola defilippii*). Sie wird mit zu-

nehmender Elevation des Vorderhirns immer schärfer ausgeprägt, so daß im Endzustand ein nach ventral offener spitzer Winkel zwischen rostralem und kaudalem Anteil dieser Kommissurenplatte besteht, dessen Scheitel in der Commissura habenularis liegt. Dabei wird der rostrale Anteil der kaudalen Kommissurenplatte mehr oder weniger parallel zu sich selbst nach kaudal verschoben, wobei sich der kaudale Anteil, der am Tectum fixiert ist, aufrichten muß.

Andere Lagebeziehungen scheinen regelmäßig gekoppelt aufzutreten, ohne daß jedoch zur Zeit dafür eine kausale Erklärung gegeben werden könnte. Dies gilt besonders für die Lage des Scheitelauges, die eine deutliche Abhängigkeit vom Elevationsgrad des Vorderhirns zeigt. Und zwar liegt das Parietalauge um so weiter rostral, je stärker das Vorderhirn aufgerichtet ist; diese Rostralverschiebung ist nicht nur eine relative in bezug auf das Gehirn, sondern, wie gezeigt werden konnte, auch eine absolute gegenüber den Schädeldeckknochen. Außerdem kann das Zusammentreffen von Reduktion der Faltenbildung in der Wand von Paraphyse und Dorsalsack mit fortschreitender Elevation des Vorderhirns zur Zeit keineswegs kausal erklärt werden.

Die bindegewebigen Hüllen der Parietalorgane und ihre Zugehörigkeit zu den Hirnhäuten

Über die Bindegewebshüllen der Parietalorgane finden sich in der Literatur nur wenige Angaben, die teilweise sehr unklar sind. So schreibt Studnička (1905), daß die Epiphyse von einer bindegewebigen Hülle umgeben sei, „die auf der einen Seite mit den Meningen des Gehirns zusammenhängt, auf der anderen, und zwar am Ende des Endzipfels, sich an die untere Fläche der Schädelknochen anheftet. Der so entstandene bindegewebige Strang wird durch Blutgefäße begleitet und enthält oft zahlreiche Pigmentzellen“ (S. 134). Dieser Strang steht mit den Hüllen des Parietalauges in Verbindung. Nach Studnička ist es nicht sicher, ob das Scheitelauge von allen Seiten von einer bindegewebigen Kapsel umgeben wird. Nur die Retina soll stets von Bindegewebe becherartig umhüllt sein, der sogenannten Sklera, die ein Analogon der Pia mater sein soll. W. J. Schmidt (1909) erwähnt nur einen bindegewebigen Strang, der vom Endzipfel der Epiphyse zum Parietalauge zieht. Nach Nowikoff (1910) wird das Parietalauge allseitig von einer bindegewebigen Kapsel eingeschlossen, die allmählich in lockeres Bindegewebe übergeht. Diese Augenkapsel setzt sich ins

Perineurium des Parietalnerven fort sowie in die innere Lage der Dura mater des Gehirns. Die Unklarheit dieser Beschreibungen beruht außerdem darauf, daß eine genaue Definition bzw. Identifizierung der Hirnhäute, die der Untersuchung vorangehen sollte, fehlt. Erst van Gelderen (1926), der sich mit der Entwicklung der Hirnhäute beschäftigt, beschreibt auch ihre Beziehung zum Parietalauge. Nach seinen Untersuchungen liegt das Scheitelaug peridural, d. h. zwischen der äußeren Lage der Dura secundaria, der Endorhachis, und der inneren, der eigentlichen Dura. (Im folgenden wird die Nomenklatur nach van Gelderen angewandt). Diese beiden Blätter sind überall im Cavum cranii miteinander verklebt und weichen nur am Parietalaug, der Hypophyse, der Sacci endolymphatici und den Blutsinus auseinander. Dieser Spalt-raum wird als Periduralraum bezeichnet. Haller v. Hallerstein (1934) stützt seine Angaben im wesentlichen auf die von van Gelderen (1926), erklärt aber auch, ohne eine nähere Beschreibung zu geben, daß sich die Dura kanalartig in die Tiefe senke, so daß die Epiphyse wie auch die Paraphyse und der Dorsalsack bei Reptilien ektomeningeal liegen.

Die Untersuchung der Bindegewebsverhältnisse ergab bei allen hier beschriebenen Agamen das gleiche Resultat. Sämtliche Bildungen des Zwischenhirndaches werden direkt von einer bindegewebigen Hülle umgeben, die der Endomeninx entspricht. Von den Kapillaren dieser Hirnhaut werden die Organe mit Blut versorgt. Diese Bindegewebshülle bildet die Sklera des Parietalauges. Diese letztere entspricht daher nicht der Dura, wie Nowikoff (1910) annahm. Rostral vom Scheitelaug spaltet sich von der Dura secundaria ein inneres Blatt ab, so daß das Parietalaug von einer dickeren dorsalen und einer dünneren ventralen Lamelle eingeschlossen wird. Die letztere legt sich kaudal vom Scheitelaug der dorsalen wieder an. Van Gelderen (1926) deutet dieses dorsale Blatt als Endorhachis. Es entspricht jedoch nicht nur dem inneren Periost der Schädeldeckknochen, denn am Rande der frontoparietalen Fontanelle spaltet es sich auf, und es gehen aus ihm sowohl das innere als auch das äußere Periost der Knochen des Schädeldaches hervor. Das innere Blatt würde hingegen der eigentlichen Dura entsprechen. Dieses zieht nach kaudal zur Epiphyse und stellt gemeinsam mit dem Periost, dem es sich hier anlegt, die von früheren Autoren oft zitierte bindegewebige Verbindung zwischen Parietalaug und Epiphyse dar. Am distalen Epiphysenende trennt sich das ventrale

vom dorsalen Durablatt und zieht an der rostroventralen Epiphysenwand nach ventral bis zu Paraphyse und Dorsalsack. Hier schieben sich einige Bindegewebsfasern zwischen die einzelnen Organe, die Hauptmasse der Bindegewebslamelle umgibt jedoch schlauchförmig alle Parietalorgane und den dorsokaudalen Blutsinus der Epiphyse. Kaudal vom Blutsinus vereinigt es sich wieder mit dem dorsalen Durablatt zur *Dura secundaria*. Es stimmt wohl, daß sich die eigentliche Dura kanalartig in die Tiefe senkt und die Epiphyse, wie Haller v. Hallerstein (1934) schreibt, ektomeningeal (nach der Bezeichnung von van Gelderen peridural) liegt. Da sich aber am distalen Ende von Paraphyse und Dorsalsack die eigentliche Dura aufsplittert und zwischen diese Organe einstrahlt, kann die Lage der letzteren nicht als peridural bezeichnet werden. Paraphyse und Dorsalsack liegen vielmehr in einer Aufsplittungszone der eigentlichen Dura, und man könnte diese Lage als intradural bezeichnen. Die peridurale Lage des Blutsinus von Reptilien, wie sie von van Geldern (1924) angegeben wird, kann für den dorsokaudalen Blutsinus der Epiphyse bei den hier untersuchten Agamen bestätigt werden. Dieser Sinus ist ein Teil des Sinus longitudinalis, der von van Gelderen beschrieben wurde.

Zusammenfassung

Die Parietalorgane wurden bei Agamiden histologisch untersucht. Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Zwischen den von Spencer aufgestellten Typen der Ausdifferenzierung des Parietalauges finden sich fließende Übergänge.

2. Diese Befunde lassen sich in einer morphologischen Reihe anordnen, die vom vollausdifferenzierten Organ bis zum völligen Fehlen des Scheitelauges alle Zwischenstufen aufweist. Ausgehend von der Überlegung, daß die Stammformen der rezenten Lacertilier ein gut ausgebildetes Parietalaug besessen haben, wird diese Reihe als Involutionsreihe gedeutet.

3. Parallel zu dieser Involution des Parietalauges läuft eine Differenzierung der Epiphyse, die darin besteht, daß durch Faltenbildung in der Wand die innere Oberfläche vergrößert und zugleich eine reichere Nervenversorgung gefunden wird.

4. Das Scheitelaug liegt zwischen den Schädeldeckknochen um so weiter rostral, je stärker das Vorderhirn eleviert ist.

5. Commissura pallii anterior, pallii posterior, habenularis und caudalis liegen bei gestreckten Gehirnen annähernd in einer Ebene

(der Scheitel einer geringfügigen, nach ventral offenen Abwinkelung liegt im Bereich der Commissura habenularis) und werden daher unter dem Begriff der „kaudalen Kommissurenplatte“ zusammengefaßt.

6. Durch die Elevation des Vorderhirns wird das Zwischenhirndach zwischen den Hemisphären und dem Tectum in rostrokaudaler Richtung gestaucht. Diese Stauchung bedingt eine Stellungsänderung der Parietalorgane mit Ausnahme der Epiphyse und eine Verstärkung der bei gestreckten Gehirnen bereits angedeuteten Knickung innerhalb der kaudalen Kommissurenplatte.

7. Ein Velum transversum, d. h. eine Faltenbildung des Zwischenhirndaches, die nach ventral über das Niveau der kaudalen Kommissurenplatte hinausragt, fehlt den Lacertiliern (außer Agamiden wurden diesbezüglich auch *Lacerta saxicola defilippii*, *Chalcides chalcides*, *Eremias velox* und *Liolaemus pictus* untersucht).

8. Sämtliche Parietalorgane werden von einer Endomeninx umgeben. Parietalaugue und Epiphyse liegen peridural, Paraphyse und Dorsalsack hingegen intradural.

Schrifttum

Bargmann, W.: Die Epiphysis cerebri. Hdb. d. mikrosk. Anat. d. Menschen, herausgeg. von v. Möllendorff 6.4 T. (1943). — Boveri, V.: Untersuchungen über das Parietalaugue der Reptilien. Acta zool. (Stockholm) 6 (1925). — Burekhardt, R.: Die Homologien des Zwischenhirndaches bei Reptilien und Vögeln. Anat. Anz. 9 (1894). — Cameron, J.: On the Origin of the Pineal Body as an amesial structure, deduced from the Study of its Development in Amphibia. Anat. Anz. 23 (1903). — Chiodi, V.: Sviluppo, struttura e topografia dell'epifisi. Riv. biol. 29 (1940). — Dendy, A.: On the Development of the Parietal Eye and adjacent Organs in *Sphenodon* (Hatteria). Quart. J. microsc. Sci. 42 (1899). — Dendy, A.: On the parietal Sense-organs and associated Structures in the New Zealand Lamprey (*Geotria australis*). Quart. J. microsc. Sci. 51 (1907). — Dendy, A.: On the Structure, Development and Morphological Interpretation of the Pineal Organs and Adjacent Parts of the Brain in the Tuatara (*Sphenodon punctatus*). Phil. Trans. Roy. Soc. London 201, Ser. B (1911). — Elliot-Smith, G.: On the Morphology of the Cerebral Commissure in the Vertebrata, with Special Reference to an Aberrant Commissure found in the Forebrain of certain Reptiles. Transact. Linnean Soc. Sec. Ser. London 8 (1902). — Francotte, P.: Note sur l'oeil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus chorioides du troisième ventricule. Bull. Acad. roy. Belg. 1 (1894). — Francotte, P.: Contribution à l'étude de l'oeil pariétal, de l'épiphyse et de la paraphyse chez Lacertiliens. Mém. cour. Acad. roy. Belg. 55 (1896). — Friedrich-Freksa, H.: Entwicklung, Bau und Bedeutung der Parietal-gegend der Teleosteer. Z. wiss. Zool. 141 (1932). — Gaupp, E.: Zirbel, Parie-

talorgan und Paraphyse. *Erg. Anat.* **7** (1898). — Van Gelderen: Die Morphologie der Sinus durae matris. II. Die vergleichende Ontogenie der neurokraniellen Venen der Vögel und Säugetiere. *Z. Anat.* **74** (1924). — Van Gelderen: Die Morphologie der Sinus durae matris. IV. Die vergleichende Ontogenie der Hirnhäute mit besonderer Berücksichtigung der Lage der neurokraniellen Venen. *Z. Anat.* **78** (1926). — v. Haffner, K.: Untersuchungen über die Entwicklung des Parietalorgans und des Parietalnerven von *Lacerta vivipara* und das Problem der Organe der Parietalregion. *Z. wiss. Zool.* **157** (1953). — Haller von Hallerstein: Cerebrospinales Nervensystem. Hdb. d. vgl. Anat. d. Wirbeltiere **2**, T. 1 (1934). — Hescheler, K., und Boveri, V.: Zur Beurteilung des Parietalauges der Wirbeltiere. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **87** (1923). — Hill, Ch.: The epiphysis of Teleosts and *Amia*. *J. Morph.* **9** (1894). — Holmgren, N.: Zum Bau der Epiphyse von *Squalus acanthias*. *Ark. Zool.* **2** (1918). — Van der Kamer, J. C.: Over de ontwikkeling, de determinatie en de betekenis van de epiphyse en de paraphyse van de Amphibien. Arnheim (1949). — Krabbe, K. H.: Recherches embryologiques sur les organes pariétaux chez certaines Reptiles. *Det Kgl. Dansk. Vidensk. Selskab. Biol. Meddelser* **12** (1935). — Leydig, L.: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen (1872). — Loey, W. A.: The optic vesicles of Elasmobranchs and their serial relation to the other structures on the cephalic plate. *J. Morph.* **9** (1894). — MacKay, W. J.: Development and structure of the pineal eye in *Hinulia* and *Grammatophora*. *Proc. of the Linnean Soc. of New South Wales Sec. Ser.* **3** (1888). — Nowikoff, M.: Über das Parietalaug von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*. *Biol. Zbl.* **27** (1907). — Nowikoff, M.: Untersuchungen über den Bau, die Entwicklung und Bedeutung des Parietalauges bei Sauriern. *Z. wiss. Zool.* **96** (1910). — Nowikoff, M.: Über den Bau und die physiologische Bedeutung der Parietalorgane. *Biol. gen.* **11** (1935). — Owsjannikoff, Ph.: Über das dritte Auge bei *Petromyzon fluviatilis*, nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Tieren. *Mém. de l'Acad. impér. de St. Petersburg. Sér.* **7** **36** (1888). — Preisler, O.: Zur Kenntnis der Entwicklung des Parietalauges und des Feinbaues der Epiphyse der Reptilien. *Z. Zellforsch.* **32** (1942). — Ritter, W. E.: The parietal eye in some Lizards from the Western United States. *Bull. of the Mus. comp. Zool.* **20** (1891). — Schmidt, W. J.: Beiträge zur Kenntnis der Parietalorgane der Saurier. *Z. wiss. Zool.* **92** (1909). — Spencer, W.: On the presence and structure of the pineal eye in *Lacertilia*. *Quart. J. microsc. Sci.* **27** (1886). — Spemann, H.: Über die Entwicklung umgedrehter Hirnteile bei Amphibienembryonen. *Zool. Jb. Supl.* **15** **3** (1912). — Starck, D.: Die endokraniale Morphologie der Ratiten, besonders der Apterygidae und Dinornithidae. *Morph. Jb.* **96** (1955). — Strahl, H., und Martin, E.: Die Entwicklungsgeschichte des Parietalauges bei *Anguis fragilis* und *Lacerta vivipara*. *Arch. Anat.* (1888). — Studnička, F. K.: Die Parietalorgane. *Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat. der Wirbeltiere*, herausgeg. von Oppel, Jena **5** (1905). — Studnička, F. K.: „Ependymsinnesorgane“. *Bilologické listy* **1** (1912) (nach Tretjakoff, *Z. wiss. Zool.* **113** [1915]). — Studnička, F. K.: Das Schema der Wirbeltieraugen. *Zool. Jb. Anat. und Ontogenie* **40** (1918). — Trost, E.: Untersuchungen über die frühe Entwicklung des Parietalauges und der Epiphyse von *Anguis fragilis*, *Chalcides ocellatus* und *Tropidonotus*

matrix. Zool. Anz. **148** (1952). — Trost, E.: Die Histogenese und Histologie des Parietalauges von *Anguis fragilis* und *Chalcides ocellatus*. Z. Zellforsch. **38** (1953) (a). — Trost, E.: Die Entwicklung, Histogenese und Histologie der Epiphyse, der Paraphyse, des Velum transversum, des Dorsalsackes und des subcommissuralen Organs bei *Anguis fragilis*, *Chalcides ocellatus* und *Natrix*. Acta Anat. **18** (1953) (b). — Trost, E.: Zur Morphologie der Parietalorgane der Eidechsen. Verh. Anat. Ges. Mainz (1953) (c). — Trost, E.: Über die Lage des Foramen parietale bei rezenten Reptilien und Labyrinthodontiern. Acta Anat. **26** (1956). — Warren, O.: The development of paraphysis and pineal region in Reptilia. Amer. J. Anat. **11** (1911).

Buchbesprechungen

Döderlein, L.: Bestimmungsbuch — Wirbeltiere. 2. erweiterte Auflage mit 266 Fig. Besorgt von W. Jacobs und Th. Haltenorth. R. Oldenbourg (München), 1955. Lw. 18,— DM.

Leider begegnet man in der vergleichenden anatomischen Literatur häufig einem folgenschweren Fehler: Das Untersuchungs- und Vergleichsmaterial ist falsch bestimmt. Wenn man manchmal der Bestimmung nicht die gebührende Bedeutung beimißt, dann rührt das vielleicht daher, daß den zoologisch nicht sehr gründlich vorbereiteten Autoren die grundsätzliche Bedeutung der morphologischen Unterschiede der unteren systematischen Kategorien nicht bewußt wird. Daher kommt es, daß „der Frosch“, „die Maus“ oder „der Affe“ bearbeitet wurden, und niemand weiß, um welche Art und Gattung es sich gehandelt haben mag. In letzter Zeit wurde eine histologische Untersuchung eines Organes „der Schildkröte“ veröffentlicht, die auf den ersten Blick erkennen ließ, daß ihr mindestens zwei grundverschiedene Formen zugrunde lagen. Näheres Befragen zeigte, daß *Testudo* und *Emys* herangezogen worden waren, die beide im Tierhandel als „Schildkröte“ erworben worden waren! Die Zahl der Beispiele könnte vermehrt werden. Daß Arbeiten dieser Art wertlos sind, bedarf keiner Erwähnung. — Man begrüßt daher, wenn jetzt ein kleines und handliches Bestimmungsbuch vorliegt, das wenigstens die einheimischen Wirbeltiere bestimmen läßt und dem Anatomen die Möglichkeit gibt, sich über die systematische Stellung seines Untersuchungsmaterials zu orientieren, sofern es einheimischen Ursprunges ist. Das ist der Grund, der uns veranlaßt, an dieser Stelle nachdrücklich auf das handliche, in jahrelanger Übung vielfältig durchdachte und klar gegliederte Büchlein hinzuweisen, das von Jacobs und Haltenorth überarbeitet und auf den letzten Stand unserer Kenntnisse gebracht wurde; letzteres gilt besonders für die Nomenklatur. Zahlreiche einfache, immer das Wesentliche zeigende Abbildungen erleichtern den Gebrauch. Sehr wertvoll ist der beigegebene Bestimmungsschlüssel für die Eier der einheimischen Brutvögel, denn danach kann die Zugehörigkeit eines Keimlings bestimmt werden, sowie die tabellarische Zusammenstellung unserer Säuger nach Schädel- und Gebißmerkmalen.

H. Hofer Gießen.

Müller, Arno Hermann: Der Großablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung. VEB Gustav Fischer, Jena. 1955. III/50 S. mit 25 Abb. gr. 8°. 5,— DM.

Referent beabsichtigt nur auf diese Schrift hinzuweisen, nicht aber näher darauf einzugehen, denn es kann nicht erwartet werden, daß der Autor das enorme Gebiet, in dem sich Geologie, Palaeontologie, Genetik und Systematik überschneiden und das heute ein zentrales Problem der Evolutionsforschung enthält, in dem engen Rahmen so vorzuführen vermag, daß eine kritische Besprechung der Arbeit, die darinnen steckt, und dem Werk selbst gerecht zu werden vermöchte. Verfasser stellt sich zwei Fragen: 1. Wie vollzieht sich der Großablauf der Stammesgeschichte und welche Gesetzmäßigkeiten sind dabei erkennbar, wobei besonderer Wert auf die Phasenhaftigkeit gelegt wird; 2. „Welche Veränderungen zeigt die durchschnittliche Lebensdauer bestimmter systematischer Kategorien im Verlauf der Stammesgeschichte?“ (S. 47). An Hand einiger fossil gut belegter Tiergruppen (Trilobiten, Nautiloidea, Ammonoidea, Fische, Amphibien, Reptilien, Säuger u. a.) wird der Nachweis geführt, daß der stammesgeschichtliche Ablauf nicht nach einem, sondern mindestens nach drei Typen erfolgt. Beim regressiven Typ folgen mehrere Virenzphasen aufeinander, die an Intensität und Dauer abnehmen. Beim progressiven Typ folgen wieder mehrere Virenzphasen, die aber zunehmen. Zwischen diesen beiden Ablaufformen tritt noch der intermediäre Typ auf, der Ähnlichkeiten zu den beiden früher besprochenen zeigt. Schließlich folgen noch Überlegungen über die Faktoren, die den Großablauf der Phylogenie beeinflussen mögen sowie einige Aussagen über die mögliche zukünftige Stammesgeschichte einiger Gruppen. Ein notgedrungen kurzes Literaturverzeichnis schließt die anregenden Darlegungen.

H. Hofer, Gießen

Berichtigung

In Band 96, Heft 2 bis 3, von Gegenbaurs Morphologischem Jahrbuch sind in der Arbeit Karl-Heinrich Knese, Otto H. Hahne, Hans Biermann, „Festigkeitsuntersuchungen an menschlichen Extremitätenknochen“ auf Seite 186 bzw. 192 die Abbildungen 34 und 36 versehentlich miteinander vertauscht worden.

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle/Saale, Gr. Steinstraße 51.
Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8,
Fernruf 65936.

Satz, Druck und Bindung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1.
Veröffentlicht unter der Lizenz-Nr. 2219-1 des Amtes für Literatur und Verlagswesen der DDR.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Köln
(Direktor: Prof. Dr. O. Veit)*

Atlas und Epistropheus vom Tapir

(Ergänzung zum Beitrag: Zur Entwicklung des Dens epistrophei)

Von

J. Kladetzky

Mit 3 Textabbildungen

(Eingegangen am 1. Juni 1955)

Wenn ich kürzlich in dieser Zeitschrift versuchte, von verschiedenen Gesichtspunkten aus zur Frage der Genese des Dens epistrophei Stellung zu nehmen — die Frage war durch die Ergebnisse der Untersuchungen Ludwigs (1953) erneut interessant geworden —, so bin ich heute in der glücklichen Lage, durch eine Mitteilung über die Morphologie der beiden oberen Halswirbel von *Tapirus terrestris*¹ einen, wie ich hoffe, wichtigen Baustein zur Festigung der alten Anschauung über die Homologie des Dens als Pleurocentrum des 1. Cervicalwirbels hinzuzufügen.

Bevor ich aber zur Beschreibung der Wirbel komme, sei es mir gestattet, noch einmal mit wenigen Worten das Hauptargument Ludwigs zu streifen. Hatte der Verfasser aus dem Fehlen einer Verbindung der Wirbelblasteme des Atlas mit der Chorda dorsalis, das aus seinen Untersuchungen sich ergab, die Folgerung, daß dann auch der Dens nicht dem Körper eines Wirbels entsprechen könne, abgeleitet, so wurde in unserer Arbeit versucht zu zeigen, daß Ludwig die zwar dünne, aber immerhin wohlgruppierte mesenchymatöse Zellansammlung um die Chorda herum übersehen hatte, die, mit dem in der Literatur üblichen Namen der „Perichordalröhre“ bezeichnet, von uns als entscheidend-wichtige Anlage der Wirbelkörper angesprochen wurde (Kladetzky, 1955). Es wurde betont,

¹ Für die Überlassung des Materials danken wir herzlich Herrn Dr. Windecker, dem Direktor des Zoologischen Gartens, Köln.

daß durch die Nichtbeachtung dieser Zellzone notwendigerweise eine schwerwiegende Akzentverlagerung in der Diskussion über diese Frage sich ergeben müsse und daß umgekehrt durch den Nachweis dieser nicht nur bei Säugern typischen ersten Teil-Wirbelkörperanlage, auch in den Regionen der oberen Cervicalwirbel beim Menschen, ein wichtiger Hinweis für die Genese der beiden ersten Halswirbel zu sehen sei. Nun erschienen inzwischen Arbeiten von Theiler, die von einer völlig anderen Frage ausgehend zu einem mit meinen Angaben übereinstimmenden Befund führten, der aber gerade durch seine in einem ganz anderen Zusammenhang für den Autor offenbaren Selbstverständlichkeit für unsere Diskussion hier von enormer Wichtigkeit zu sein scheint und worin ich eine starke Stütze der von mir verteidigten alten Auffassung über die Entwicklung des Dens erblicke. Aus Theilers Ausführungen werden schon wenige Sätze genügen, um diese Behauptung zu beweisen. Bei Besprechung der Wirbelsäulenanlage ganz allgemein führt Theiler u. a. aus „... Das Bildungsmaterial der zukünftigen Wirbelsäule befreit sich aus dem Verband der Ursegmente. Die Sklerotomzellen wandern aus und gruppieren sich zu Blastemen. Ein solches befindet sich auch ganz medial, rings um die Chorda herum, und besteht bei Triton zunächst nur aus vereinzelter Zellen. Damit wird der enge Kontakt von Chorda und umliegenden Mesenchym wieder aufgenommen.“ Und weiter: „... Die Konzentrierung an der Chorda, die bei Triton im Gegensatz zum Menschen erst sehr spät deutlich wird, muß ihre Ursache in einer Kontaktaffinität beider Gewebe haben.“ Speziell die obere Halsregion betreffend, meint Theiler: „... Die Wirbelkörper bestehen aus lockerem Mesenchym (Verfasser spricht hier von der Maus!), das sich deutlich vom dichteren Bandscheibengewebe abhebt und unmittelbar an der Chorda etwas verdichtet ist (‘Perichordalröhre’ nach Dawes). Die oberste klar hervortretende Bandscheibenanlage ist diejenige, die später innerhalb des Epistropheus gefunden wird und dann ein deutliches Chordasegment besitzt.“ Oder an anderer Stelle: „... Die ursprüngliche Bandscheibe ist in Verknöcherung begriffen, aber noch deutlich sichtbar. Sie liegt im fertigen Wirbel nicht genau an der Basis des Zahnfortsatzes, sondern etwas tiefer. Die Grenze zwischen Atlas- und Epistropheuskörper ist durch die primitive Bandscheibe mit ihrem Chordasegment gegeben.“ Weshalb ich diese von Theiler nur beiläufig erwähnten Bemerkungen hier so ausführlich wiedergebe, wird aus meiner Erwiderung zu den Ausführungen Ludwigs leicht verständ-

lich; denn gerade diese wichtige Zellzone, die auch von Theiler als so bedeutsam für die Wirbelkörperentwicklung in den Vordergrund geschoben wird, wurde auch von mir besonders unterstrichen, da sie die Behauptung, der Dens zeige keine Verbindung mit der Chorda, als nicht den Gegebenheiten entsprechend aufzeigen konnte. Auch an anderer Stelle hatte ich noch einmal Gelegenheit, auf die Wichtigkeit dieser Zellformation für die regelrechte Wirbelsäulenanlage aufmerksam zu machen, da auch bei der Frage nach den Mißbildungen im Bereich des axialen Skelets diesem Mesenchymmantel, wie die Untersuchungen ergaben, eine entscheidende Rolle zufällt; denn auch bei diesen embryohistologischen Untersuchungen (an Kaninchen) stellte es sich heraus, daß im Verlust der primär vorhandenen Verbindung — oder der „Kontaktaffinität“ (Theiler) — zwischen dem perichordal gelegenen Mesenchymmantel und der Chorda dorsalis zumindest ein wichtiges Glied in der Kette der Formagenese bei Entstehung der Wirbelkörpermißbildungen gesehen werden muß, woraus umgekehrt die wichtige „Stellung“ dieser Zellformation für die Normalentwicklung auch aus dieser Perspektive heraus akzeptiert werden muß (Degenhardt und Kladetzky). Mit dem Nachweis dieses chordanahen Blastems erledigt sich aber die Argumentation Ludwigs von selbst. Ein Suchen nach weiteren Verbindungen zwischen der Chorda dorsalis und der mesenchymalen Anlage des Atlas stellt sich in solcher Sicht als zumindest unwichtig, wenn nicht gar als völlig überflüssig heraus, da sie, wie die Entwicklung lehrt (aktives Einwandern der Mesenchymzellen von lateral in Richtung auf die Chorda!), naturgemäß gegeben sein müssen, wobei es mehr dem günstigen Zufall überlassen bleibt, solche beweiskräftige histologische Bilder von entsprechend günstigen Stadien aufzufinden. Soviel als Ergänzung zur Histogenese des Dens epistrophei.

Die These der funktionsbedingten Umwandlung des Atlaskörpers zum „Dens“ konnte von mir in der bereits erwähnten Arbeit durch Gegenbeispiele aus der Tierreihe bekräftigt werden. In den beiden oberen Halswirbeln vom Tapir haben wir nun eine Form vor uns, die, gleichsam zwischen beiden Extremen stehend, zwar diese Umwandlung vollzogen zeigt, dennoch in allen Einzelheiten die knöchernen Elemente dieser Kombinationsform zu erkennen gestattet und zwar dadurch, daß die verschiedenen „Substituenten“ (Gadow) voneinander auch noch in semiadultem Zustand durch deutliche Fissuren getrennt sind. Besonders interessant dürfte die Tatsache sein, daß schon beim ersten Blick ein „Zwischenstück“, Dens und Epistro-

pheuskörper verbindend, auffällt, in dem man — ohne große Gedankenakrobatik — sofort die, wenn auch verknöcherte, Bandscheibe vermuten darf, da es, der Form und Lage entsprechend, kaum eine andere Deutung zuläßt. Die im Gegensatz zur Norm geringere Breitenausdehnung dieser Bandscheibe läßt sich dabei wohl im Sinne der von mir versuchten Erklärung der kopfnahen, und dadurch abgewandelten, Umformung des Intervertebralgewebes deuten (Kladetzky, 1955). Jetzt aber sollen zunächst die morphologischen Daten beider vorliegenden Wirbel folgen:

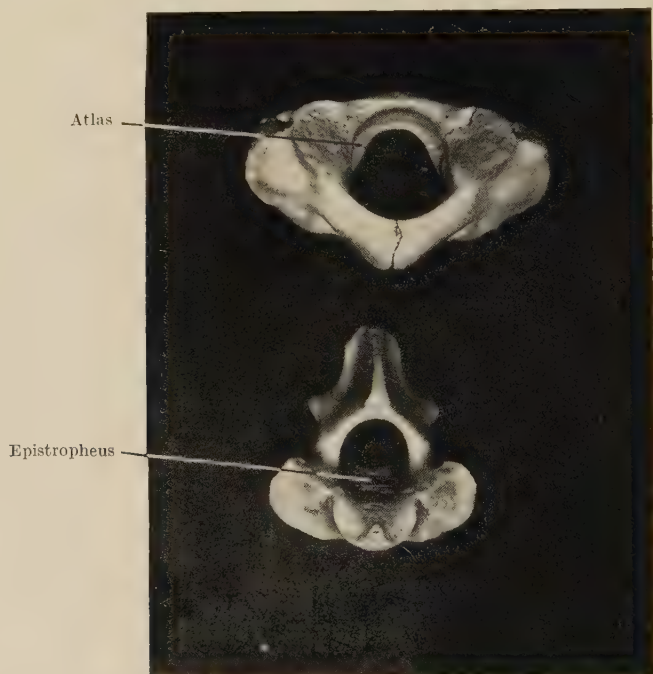
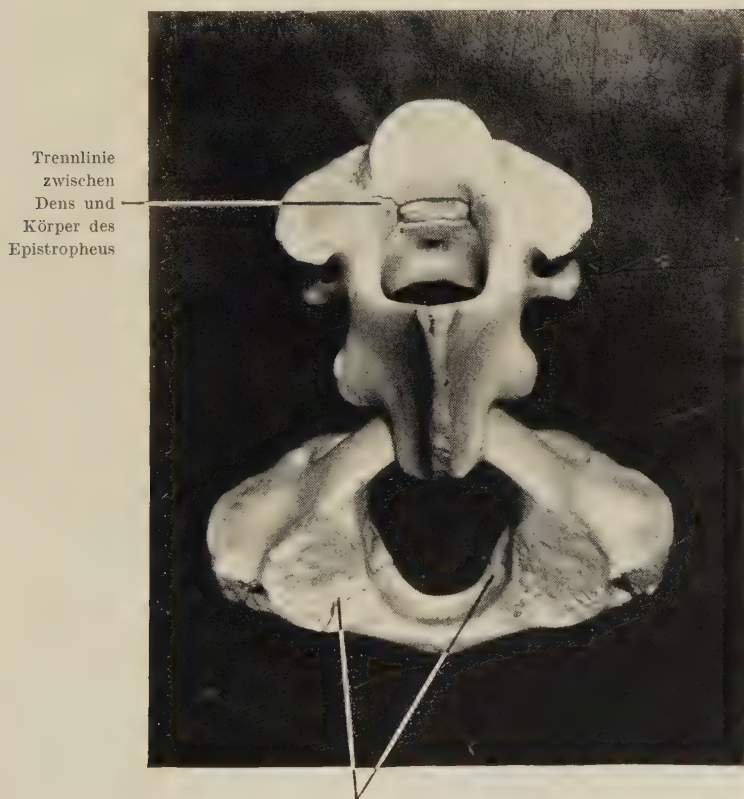


Abb. 1. Atlas und Epistropheus von *Tapirus terrestris*. $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe.

Der Atlas, in seiner Gestalt durchaus dem aus der Säugetierreihe bekannten ersten Halswirbel ähnlich, setzt sich aus einem dorsalen Bogen (Neuralbogen), den sog. Massae laterales (mit etwa vier Fünftel der Gelenkflächen für die occipitalen Condylen) und einem ventralen Bogenstück, wohl aus der hypochordalen Spange entstanden, in seiner uns hier vorliegenden fertigen Ausbildung zusammen. Das noch fehlende Fünftel der Gelenkfläche wird durch dieses vordere Bogenstück der Hauptgelenkfläche ergänzend hinzugefügt. In

cranio-caudaler Richtung sind die Massae laterales verlängert, jedoch werden sie unterhalb der Gelenkflächen zunächst schmaler, um sich erst wieder ein Stück weit unterhalb der Bogenhöhe zu verbreitern. Auf dieser Verbreiterung liegen dann die Artikulationsflächen für die Verbindung mit dem Epistropheus und zwar sind sie ziemlich stark nach medial abgeschrägt. Auch ein sog. Foramen costotransversarium kann seitlich von diesen Gelenkflächen festgestellt werden. Die Stelle, an der die beiden knöchernen Neuralbögen zusammenstoßen, wird als eine, beide Knochenteile noch vollständig trennende, Fissur erkannt. Ebenso wird rechtsseitig die Massa lateralis von dem Anschlußstück des ventralen Bogens durch eine feine Knochennaht getrennt. Auch durch die facies articularis atlantis dextra geht diese Trennlinie ohne Unterbrechung hindurch.



Fissur zwischen „hypochochordaler Spange“ und Massae laterales

Abb. 2. Die beiden obersten Halswirbel vom Tapir. $\frac{3}{4}$ der natürlichen Größe.

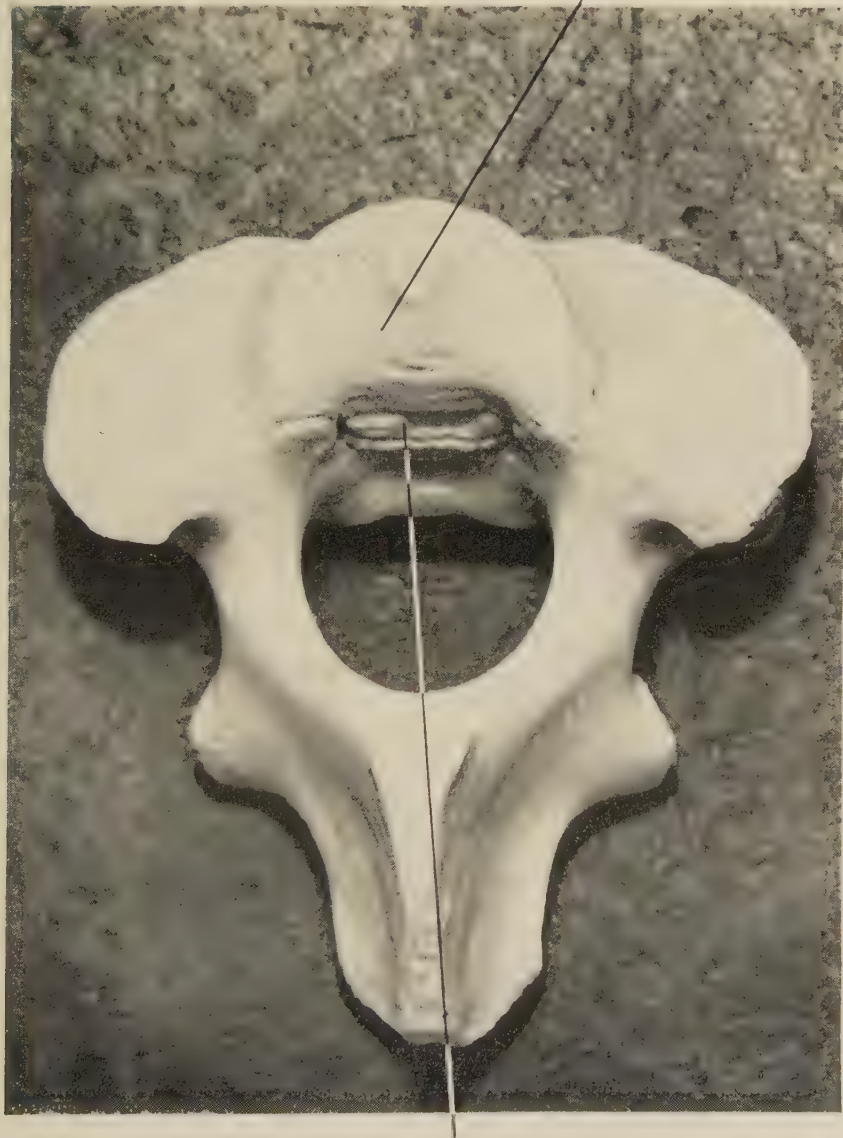
Die linke Seite bietet an entsprechender Stelle eine ganz deutliche und gleichwertige Knochenmarkierung. Allerdings geht hier die Fissur nicht mehr ganz durch, d. h., eine totale Trennung beider Knochen besteht hier nicht mehr, vielmehr muß in der Teiltrennung eine unvollkommene Konkreszierung gesehen werden.

Der Epistropheus besteht aus einem normal aussehenden Wirbelkörper (wenn man einmal von dem „Aufsatz“ des Zwischenstückes mit dem Dens absieht!), der kurze Processus costotransversarii trägt. Die Lamina cranialis dieses Wirbelkörpers ist seitwärts weit über das Niveau des Körperandes hinausgezogen und dient als Gelenkfläche für den Atlas. Die Vereinigung der beiden Neuralbögen bildet einen schmalen langgestreckten Knochenkamm, dessen Seitenflächen sich nach einer tuberculumartigen Anschwellung verjüngen, bis sie die Breite der Neuralbögen erreicht hat. Zwischen diesem Wirbelkörper des 2. Halswirbels und dem ihm aufgesetzten Dens sieht man nun eine knöcherne Trennscheibe von geringer Höhe (etwa 4 mm). Dieses Knochenstück ist sowohl auf der Ventral- wie auch auf der Innenseite des Wirbels auszumachen, wenn auch der zum Neuralkanal hingewendete Teil dabei höher und breiter ist als der zur vorderen Körperseite hinzeigende. Die Nähte, die es an allen Seiten scharf von seiner Umgebung trennen, isolieren das „Zwischenstück“ total. Dieser Knochenscheibe nun aufgesetzt, findet man den sog. Dens epistrophei. Durch deutliche Knochenlinien, feinste Spalten markierend, ist der Zahn bzw. seine verbreiterte Basis an allen Seiten von seiner angrenzenden Umgebung getrennt, so daß er also nicht nur mit seinen verbreiterten Lateralflächen einwandfrei von der Cranialseite des Epistropheuskörpers, sondern auch im Mittelstück seiner Basis durch die erwähnte verknöcherte und relativ dicke Trennschicht von dem nächstfolgenden, also dem 2. Halswirbel, als selbstständiges Knochenstück existierend sich darbietet.

Wenn auch die unkomplizierteste, d. h. die nächstliegende Deutung dieser Befunde auch die größte Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen kann, so soll doch die Möglichkeit einer in andere Richtung zielenden Interpretation nicht übergangen werden. Sicherlich könnte man fragen, ob diese Spaltbildungen nicht ebensogut als funktionsbedingt angesehen werden könnten, etwa in dem Sinne, daß durch eine im Laufe der Ontogenese immer wieder in gleicher Richtung liegenden Beanspruchung sich aus der primären „Einheit“ eine solche „Aufteilung“ (also in Schein-Substituenten) ergeben hätte. Gemäß dieser Voraussetzung hätten wir es dann im vorliegen-

den Falle mit dem zu tun, was wir gewohnt sind, als Hemiarthrosen zu bezeichnen. Das aber, was als Funktionsanalyse des Kopfgelenkes dieser Tierklasse, zu der das Tapir gehört, bisher bekannt ist, gibt

Dens epistrophi



Verknöcherte Intervertebralscheibe

Abb. 3. Epistropheus mit „Zwischenstück“ und Dens. $1\frac{1}{2}$ fach vergrößert.

nicht die Berechtigung zu einer solch kontruierten Erklärung, es sei denn, man versuchte die „individuelle Variation“ — in solcher Schwankungsbreite eine völlig unbewiesene Voraussetzung — zur Diskussionsbasis zu machen. Stände nur eine der Fissuren, sagen wir die an der Grenze von Körper des Epistropheus und Dens zur Debatte, so bliebe gewiß die Möglichkeit, zumindest theoretisch die auf vorbezeichnetem Wege entstandene Halbgelenkbildung, sei es als Folge einer einfachen Scherung der beiden aneinandergrenzenden Knochen, also eine Folge pathologischer Vorgänge oder auch als Ergebnis einer funktionellen Beanspruchung, gemäß einer im Bereich gewohnter Variationsbreite gelegenen Dysfunktion, in Erwägung zu ziehen. Die „regelrechte Anlage“ dieser vielen Spalten aber, d. h. die Gleichsinnigkeit des objektiven Befundes mit der theoretischen Voraussetzung — oder anders formuliert, das Auffinden der Einzellemente, die die normale Embryologie als Substituenten der beiden ersten Halswirbel angibt (wenn wir einmal von den Einwänden Ludwigs absehen!), läßt die Deutung im einfach-ungezwungenen Sinne, d. h. entsprechend der alten Lehre, nicht nur als erlaubt, sondern geradezu als unbedingt erforderlich ansehen.

Aber ein zweiter Einwand könnte noch erhoben werden, nämlich der, daß wir es im vorliegenden Falle mit ossifizierten Wirbelelementen zu tun haben und nicht mit mesenchymalen, von denen jedoch die Diskussion ihren Ausgang nahm. Dagegen wäre allerdings einzuwenden, daß nach den bisherigen Erkenntnissen der Verknöcherungsprozeß der Wirbelteile sich wohl doch soweit an die vorhandene mesenchymatöse Grundlage hält, daß ein Vergleich, in einem gewissen Rahmen, gestattet ist und daß wir bisher keinen Anhalt dafür haben, in diesem Vorgang der knöchernen Umwandlung ein vom bereits vorliegenden Material gänzlich losgelöstes Geschehen zu sehen. Schließt man sich, unter dieser Voraussetzung, einmal der Auffassung Ludwigs an, so müßte man aus dem Ossifikationsergebnis von Atlas und Epistropheus noch das Vorhandensein von „Dentalfortsätzen“ ablesen können, d. h. für unseren Fall: Es müßten, wenn die Anlagegrenzen (um die es sich doch bei den Spaltlinien nach der einfachsten Deutung handeln muß!) noch auszumachen wären, Fissuren auch im erwachsenen Zustand in einer für die Existenz von „Dentalfortsätzen“ beweisenden, typischen Weise verlaufen, also von der Zahnschmelz divergierend in Richtung auf den Epistropheuskörper zu. Das „Zwischenstück“ könnte dabei aber höchstens die Form einer Pyramide zeigen. Selbst aber wenn ein

Erklärungsversuch gelänge, die verknöcherte Trennschicht als etwas anderes als die primäre Intervertebralscheibe aufzuzeigen, so bliebe doch immer noch als fast unüberwindliche Schwierigkeit die Deutung der Fissuren, die das Zahnstück an den beiden seitlichen Rändern direkt von dem Epistropheuskörper trennen.

Somit bleibt schließlich nur die „Lesart“ als wirklich akzeptabel übrig, die — der alten Lehre folgend — voraussetzt, daß der Dens der Körper des Atlas sei und in der dann auch jede der bei unserem Objekt aufgefundenen Fissuren einer regelrechten „Einordnung“ nicht mehr widersteht; denn unter diesem Blickwinkel sind sie nichts anderes als Zeichen einer nicht in gewohnter Weise zu Ende geführten Ossifikation, Zeichen, die uns erlauben, ganz einfach den „ursprünglichen Zustand“ zu rekonstruieren, d. h. den sog. Dens epistrophei als Körper des Atlas eindeutig zu erkennen.

Literaturverzeichnis

Degenhardt, K. H., und Kladetzky, J.: Wirbelsäulenmißbildung und Chordaanlage (Experimentelle teratogenetische und embryohistologische Untersuchungen bei Kaninchen). Z. menschl. Vererb. u. Konstit. Bd. 33 (1955), S. 151. — Kladetzky, J.¹: Zur Entwicklung des Dens epistrophei. Morph. Jb. 94 (1955), S. 520. — Theiler, K.: Beitrag zur Analyse von Wirbelkörperfehlbildungen: Experimente, Genetik und Entwicklung. Zschft. Vererb. und Konstit. 31 (1953) 271. — Theiler, K.: Die Entstehung von Spaltwirbeln bei Danforths short-tail Maus. Acta anatomica 21 (1954) 259.

¹ In der gleichen Arbeit finden sich alle weiteren Literaturangaben.

(Aus dem Institut für Vergleichende Anatomie und Zoologische Technik
der Universität Kopenhagen)

Beitrag zur Kenntnis vom Bau des Magens beim Dygong

Von

Th. Meinertz

Mit 12 Textabbildungen

(Eingegangen am 17. Juli 1955)

Einleitung

Als Grundlage für diese Untersuchung dienen zwei Magensäcke des *Halicore dygong*. Beide Magen stammen aus der alten, berühmten „Eschricht'schen Sammlung“, die in den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts in ihrer vollsten Blüte stand. Die Sammlung verfiel im Laufe der nächsten Zeiten gänzlich, und es waren nur traurige Überreste, die mir zu Ende der dreißiger Jahre überlassen wurden. Unter diesen Resten befanden sich u. a. die beiden Dygongmagen, der eine vermutlich von einem halberwachsenen Tier, der andere von einem neugeborenen oder einem älteren Fötus. Da unsere heutige Kenntnis vom Dygongmagen nicht für eigentlich befriedigend gelten kann, habe ich es für dienlich gehalten, mit Aussendung dieser Arbeit auch meinerseits einen Beitrag dazu zu liefern.

Der Magensack bei Sirenia

Wie bei Cetacea und Ungulata ist der Magensack auch bei Sirenia von sehr kompliziertem Bau. Wir besitzen von der Topographie des Ventrikels und seiner Histologie eine sehr eingehende Kenntnis bei den beiden erstern Gruppen, und die zahlreichen untersuchten Arten geben da ein gutes Bild von den Verhältnissen. Hingegen ist unser Wissen vom Ventrikel der Sirenia nicht so erschöpfend, wie man es wünschen könnte. Schematisch ist die äußere Topographie des Ventrikels bei Sirenia leicht zu übersehen. Ganz wie beim einfachen Magenbau findet sich eine *Curvatura ventriculi minor* und eine *Cur-*

vatura ventriculi major vor; hier wird aber dieser einfache Bau durch eine starke Einschnürung rechts an der Einmündung des Oesophagus gestört, so daß der eigentliche Magensack bilokulär wird, also einen Cardiamagen und einen Pylorusmagen bildet.

Der Cardiamagen (oder der Labmagen) ist mit einer Ausstülpung (Divertikel) auf seinem Gipfel, d. h. seiner kranialen Wölbung versehen. Zunächst der Einschnürung zwischen den beiden Magenabschnitten und dicht an der Curvatura minor gehen vom Pylorusmagen zwei Divertikeln, und zwar jederseits einer aus. Gegen das

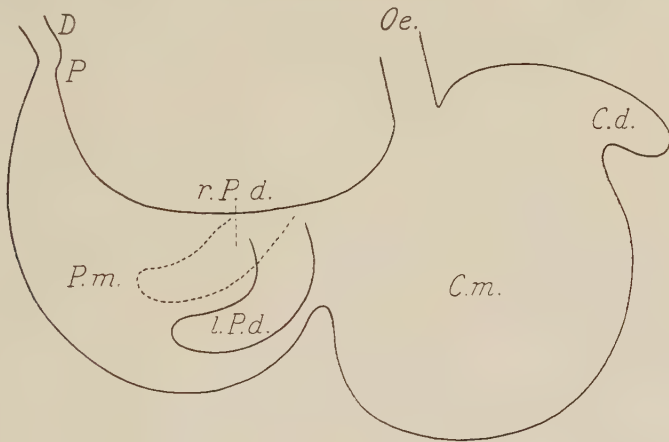


Abb. 1. Schematische Abbildung des Magens von Sirenia; P. m. = Der Pylorusmagen; C. m. = der Cardiamagen; C. d. = der Cardia-divertikel; l. P. d. = der linke Pylorusdivertikel; r. P. d. = rechter Pylorusdivertikel; Oe = Oesophagus; D = Duodenum; P = Pylorus.

Duodenum zu verjüngt sich der Pylorusmagen, und die äußere Grenze zwischen ihm und dem Duodenum ist durch eine schwache Einschnürung erkennbar. In der schematischen Darstellung, Abb. 1, werden die hier angeführten topographischen Verhältnisse veranschaulicht.

Hinsichtlich der Schleimhaut im Ventrikel ist zu bemerken, daß sie in beiden Magenabschnitten wie in den Pylorusdivertikeln mit Drüsen ausgestattet ist. Der Divertikel des Labmagens hat zusammengesetzte Drüenschläuche aufzuweisen, in welchen es sowohl Belegzellen wie Hauptzellen gibt.

Ein großer Teil der vorliegenden Literatur über den Magen bei Sirenia, darunter den Dygong, ist im Laufe des 19. Jahrhunderts erschienen (vgl. die Literaturliste). Es handelt sich dabei übrigens nur

um relativ wenige aufklärende Angaben. Stellers eigene Arbeit „*De bestiis marinis*“ ist dem Verfasser nur durch Referate in späteren Arbeiten bekannt. Cuvier (1805) gibt nur eine ganz kurze Erwähnung vom Magen des Manaten. Home (1820, 1821 und 1823) hat in seinen Arbeiten Illustrationen zum äußeren Bau des Magens bei Dygong und Manat gebracht; und es wird im Text hervorgehoben, daß der Magen in zwei Abschnitte, einen Cardia- und einen Pylorusmagen, letzterer mit zwei Divertikeln, geteilt ist. Die divertikelartig geformte Drüsenmasse des Cardiamagens wird beschrieben. Beim Dygong ist aber weder seine Abbildung noch seine Beschreibung des Magens ganz in Übereinstimmung mit den Verhältnissen, wie ich sie in den zwei Dygongmagen, die für meine Untersuchung zur Verfügung standen, feststellen konnte.

Meckel, J. F., (1829), führt Sirenia und Cetacea unter der Bezeichnung „Pflanzenfressende oder unechte Cetaceen“ auf, als eine mit „Fleischfressenden oder eigentlichen Cetaceen“ gleichgestellte Gruppe. Meckels Beschreibung vom Äußeren des Magens bei Manat und Dygong ist im übrigen ganz kurz und weicht nicht vom Schema in Abb. 1 ab. Meckel führt vom cranial liegenden Divertikel im Cardiamagen an, daß er bei *Manatus* aus einer „rundlichen Drüsenmasse bestehe, welche sich durch viele einfache Mündungen in die Magenöhle öffnet“. Beim Dygong wird ein Divertikel nicht erwähnt, aber es wird angegeben, daß der Cardiamagen in einen Zipfel endet, der Drüsen enthält.

Nach Meckel läßt sich aus der Stellerschen Beschreibung (bei Cuvier vorkommend) vom Magen der „Stellerschen Seekuh“, *Hydromalis gigas* Zimm (*Rytina stelleri* Retz) kaum ein genaues Bild gewinnen, besonders was die von Steller besprochene eiförmige Drüse, die in den Magen einmündet, anbelangt. Meckel meint, es könne sich um den Divertikel des Cardiamagens handeln. Ferner spricht Steller nur von einer ungeheuren Weite des Duodenum, nicht aber davon, daß der Magen durch eine Einschnürung in zwei Abschnitte geteilt wird. Meckel hält dieses Duodenum für identisch mit einem Pylorusmagen.

Rüppell (1834) bespricht in einer Abhandlung über einen 3 m langen Dygong auch den Verdauungskanal recht ausführlich und bringt auch eine Abbildung des Magens (Tafel VI, Abb. 2). Vermutlich nicht bekannt mit Meckels und Homes Arbeiten, faßt auch er, wie Steller, den Pylorusmagen als ein Duodenum auf. Er erwähnt ferner die Drüsenmasse im cranialen Zipfel des Cardiamagens und

gibt einige bestimmte Maße von der Größe des Magens an. Diese Maße sind in der Tabelle Seite 206 angeführt. Carus und Otto (1835) behandeln den Magen des *Manatus* textlich nur ganz kurz, und es wird eine Kopie nach Homes Abbildung gebracht. Siebold und Stannius (1846) geben nur eine ganz kurze Bemerkung über den Magensack bei Dygong und *Manatus*, die nicht über das hier im Schema auf Abb. 1 Gegebene hinausgeht.

Murie, J., (1870), bringt eine sehr eingehende Beschreibung des Magens bei *Manatus americanus* sowie eine heute klassische Abbildung von ihm (Tafel 23, Abb. 21) und der cardialen Drüse (Divertikel); dazu ferner noch einen Querschnitt des letzteren. Die Beschreibung des äußeren Magens entspricht der schematischen Darstellung in Abb. 1. Muries Beschreibung der divertikalen Drüsenmasse des Cardiamagens ist sehr klar. Ihm zufolge hat diese Drüsenmasse einen zentralen Längskanal, der sich in den Magen öffnet, also, entgegengesetzt der Angabe von Meckel, nur mit einer Öffnung. Von diesem Längskanal gehen schräggestellte Seitenschläuche und Seitentaschen aus mit gegen die Zentralöffnung im Magen gerichteten Öffnungen.

In Arbeiten von Kükenenthal, W., Weber, Max werden keine wesentlichen Beiträge zum äußeren Bau des Sireniamagens gegeben. Wiedersheim, Bronn und Waldeyer, namentlich letzterer, bringen eine Reihe von Angaben über die Drüsen der Magenschleimhaut bei *Sirenia*. Bronn teilt außerdem mit, daß die Pylorusöffnung bei *Manatus* mit einer Klappe versehen ist. Dies war jedenfalls beim Dygong nicht zu konstatieren.

Der Magen des Dygong

Die beiden uns zu Gebote stehenden Magen aus der alten und berühmten, jetzt aber aufgelassenen und stark versäumten Sammlung haben keinerlei schriftliche Aufzeichnungen aufzuweisen, nicht einmal eine gewöhnliche Etikettierung liegt vor. Es ist daher schwierig, sich einzig und allein auf Grund dieser Magen über die Größe der beiden Dygonge mit Sicherheit zu äußern. Der von Rüppell (1834) beschriebene Dygong hatte eine Länge von etwa 3,22 m (10 Fuß und 3 Zoll), von der Schnauzenspitze bis zum äußersten Ende des Schwanzes gemessen. Rüppell gibt auch die Maße für den Magen dieses Tieres an. Diese und die entsprechenden Maße von den von mir untersuchten Magen (sowie einige weitere Maße) werden in der folgenden Übersicht angeführt; doch muß zur richtigen Be-

wertung der Zahlen bemerkt werden, daß Rüppell den Pylorusmagen als ein erweitertes Duodenum auffaßt.

	Rüppells Angaben (Cardia- magen)	Der kleine Magen			Der große Magen		
		Car- dia- magen	Pylo- rus- magen	Total- länge	Car- dia- magen	Pylo- rus- magen	Total- länge
Länge des Magens	70,6 cm	11 cm	12 cm	23 cm	23 cm	18 cm	41 cm
Cardiamagen: Höhe über Speiseröhre	34,0 cm		7 cm			13 cm	
Cardiamagen: Höhe über Divertikel	28,7 cm		10 cm			19 cm	
Linker Divertikel: größte Rundung	} 26 cm lang		9 cm			14 cm	
Rechter Divertikel: größte Rundung			14 cm			42 cm	
Cardiamagen: dorso-ventrale Dicke			5 cm			10 cm	
Pylorusmagen: größte Höhe			6 cm			9 cm	
Pylorusmagen: größte Dicke			5 cm			7 cm	

Aus den Ziffern der ersten drei Zeilen geht hervor, daß die von mir untersuchten Magen von Individuen stammen müssen, die kleiner sind als die von Rüppell untersuchten Tiere, und daß der größte der beiden wahrscheinlich von einem ganz jungen Tier stammt.

Der kleine Dygongmagen

Der kleine Magen entspricht im Äußeren ziemlich genau jenem bei Home abgebildeten Magen. Allerdings mit einer Abweichung. Jener Teil der *Curvatura ventriculi minor*, welcher von dem Cardiamagen gebildet wird, ist relativ viel kürzer (vgl. Homes Abbildung mit meiner Abb. 2) und der entsprechende Teil der *Curvatura ventriculi major* viel größer. Bei einem Vergleich mit den entsprechenden, bei Rüppell vorgenommenen Messungen komme ich zu der Auffassung, daß dieser Magen von einem neugeborenen Jungen oder von einem älteren Embryo stammt.

Die Dicke der Magenwand des Cardiamagens variiert zwischen 2 bis 5 mm. Die Wand hat fast überall eine Dicke von etwa 5 mm. Nur in der caudalen Rundung, gerade über der Einmündung der Speiseröhre, findet sich ein größeres Feld, dessen kleinstes Maß 2 mm

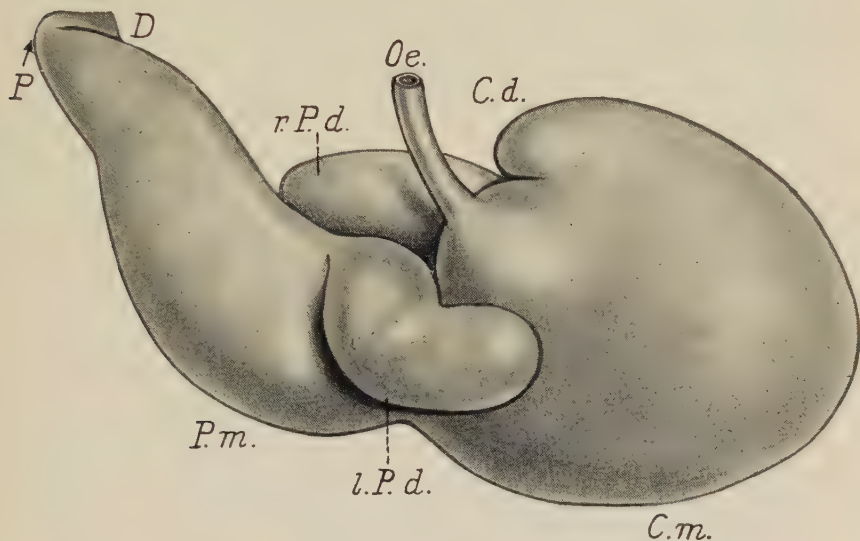


Abb. 2. *Halicore dygong*. Der kleine Magen in Ventralansicht. C. m. = der Cardiamagen; P. m. = der Pylorusmagen; Oe. = Oesophagus; P = Pylorus; D. = Duodenum; l. P. d. = linker Pylorusdivertikel; r. P. d. = rechter Pylorusdivertikel; C. d. = Cardiadvertikel.

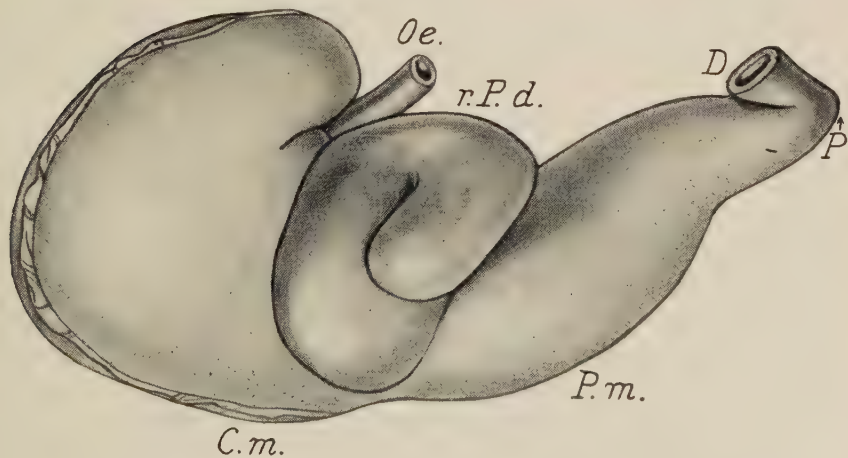


Abb. 3. *Halicore dygong*. Der kleine Magen in Dorsalansicht. C. m. = der Cardiamagen; P. m. = der Pylorusmagen; Oe. = Oesophagus; P. = Pylorus; D. = Duodenum; l. P. d. = linker Pylorusdivertikel; r. P. d. = rechter Pylorusdivertikel; C. d. = Cardiadvertikel.

beträgt. Die Dicke nimmt gleichmäßig von links nach rechts ab, um dann rasch gegen die Verengung zwischen Cardia- und Pylorusmagen wieder zuzunehmen. Der craniale Zipfel wird ganz vom Divertikel mit seiner Drüsenmasse ausgefüllt.

Die Wand in der Einmündung der Speiseröhre ist sehr dick und muskulös. Diese konzentrierte Muskelmasse muß wahrscheinlich als ein Sphincter aufgefaßt werden. Ebenso ist die Wand an der Einschnürung zwischen den beiden Magenabschnitten stark verdickt (7 bis 9 mm).

Die Wand des Pylorusmagens ist dünner als die des Cardiamagens, sie hat höchstens 2 mm. Ein kleineres, besonders dünnes Feld findet

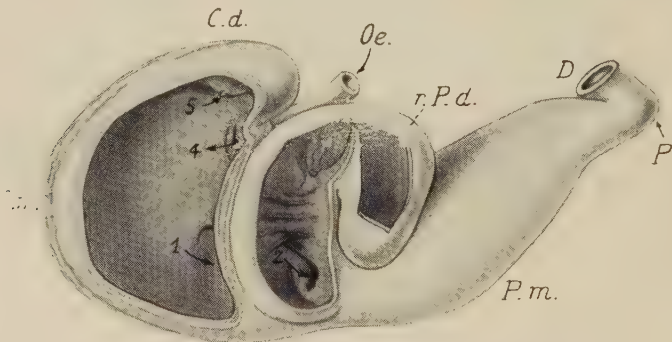


Abb. 4. *Halicore dygong*. Der kleine Magen in Dorsalansicht. Der Cardiamagen (C. m.) und der rechte Pylorusdivertikel (r. P. d.) sind gefenstert. Oe. = Oesophagus; P. m. = der Pylorusmagen; P. = Pylorus; D. = Duodenum; C. d. = der Cardia-divertikel, dessen Öffnung mitten in der inneren Wölbung sichtbar ist. Pfeile markieren die Öffnung zum Cardia-divertikel (5), die Speiseröhre (4), den Pylorusmagen (1) und die Öffnung zwischen Pylorusdivertikel und Pylorusmagen (2).

sich in der Curvatura minor, ungefähr zwischen der Einmündung des Divertikels und dem Sphincter pylori. Von innen gesehen liegt dieses dünnwandige Feld gerade rechts zu den beiden großen, quergestellten Schleimhautfalten (Abb. 5), die zwei Halbringe bilden, indem sie nur eben halbenwegs bis zur Curvatura major reichen.

Das verengte Feld zwischen den beiden Magenabschnitten bildet eine kurze, dickwandige Röhre von 5 bis 7 mm Diameter. Die Röhre tritt im Pylorusmagen als eine breite und kräftige Papille hervor (Abb. 5). Die kräftige Muskulatur um die Röhre herum zeigt, daß es sich um einen Sphinctermuskel handelt.

Die beiden pylorikalen Divertikeln treten zu beiden Seiten und dicht nebeneinander in die Curvatura minor des Pylorusmagens ein, unmittelbar nach der Verengung zwischen den Magenabschnitten

(Abb. 1 bis 6). Die Öffnungen sind ziemlich groß, besonders am rechten Divertikel. Ihre Diameter liegen zwischen 1 bis 1,5 cm. Der Rand der Öffnungen ist etwas spiralförmig, was besonders für den linken Divertikel gilt. Der Durchgang von und zu den Divertikeln wird daher einigermaßen von dem Füllungsgrad des Pylorusmagens abhängig sein. Die Divertikeln sind beide ebenso dünnwandig wie der Pylorusmagen, und ihre inneren Wände weisen mehrere flache und recht zarte Schleimhautfalten auf, die quer zu der konkaven Krümmung liegen. Sie sind stark gekrümmt und eben diese starke Krümmung ist die Ursache dieser Querfalten (Abb. 4).

Der linke Divertikel ist der kürzeste, etwa 7 cm lang und etwa 2,5 cm im Durchmesser. Er ist zuerst gegen die Curvatura major ge-

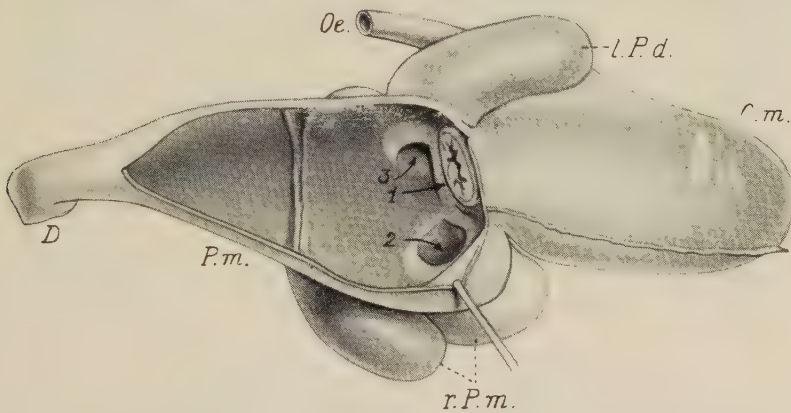


Abb. 5. *Halicore dygong*. Der kleine Magen in Caudalansicht. Der Pylorusmagen ist gefensteret (P.m.). Die Pfeile im Pylorusmagen (3 und 2) weisen hinein in die beiden Pylorusdivertikeln (linker = l. P. d. und rechter = r. P. d.) und (1) in den Cardiamagen (C. m.); Oe. = Oesophagus; D. = Duodenum.

richtet, dann in einem fast rechten Winkel abgebogen und hat jetzt Richtung auf die linke Ausbuchtung des Cardiamagen zu (Abb. 2). Der rechte Divertikel ist der größere, etwa 10 cm lang und etwa 3 cm im Durchmesser; er verläuft in cranialer Richtung, krümmt sich dann stark und geht in ungefähr entgegengesetzter Richtung auf die Curvatura major zu (Abb. 3).

Der Pylorusmagen verengt sich gleichmäßig gegen den Sphincter pylori zu. Im Äußeren ist nur eine schwache Einengung wahrzunehmen, hingegen ist eine starke Biegung am Übergang zum Duodenum zu bemerken. Die Wand ist etwas gegen die Pylorusmündung hin verdickt. Die Schließung zwischen Pylorusmagen und Duodenum muß durch Kontraktion des Sphincter pylori vor sich gehen.

Falten oder Klappen zur Verhinderung eines Durchganges, wie es von Bronn bei *Manatus* angegeben wird, finden sich nicht vor. Hingegen dürfte es möglich sein, daß die konkave Wand in der früher erwähnten, scharfen Biegung als Klappe auftritt und dadurch mitwirkend wird, daß bei einem starken Füllungsgrad des Pylorus der Zugang zum Duodenum erschwert wird.

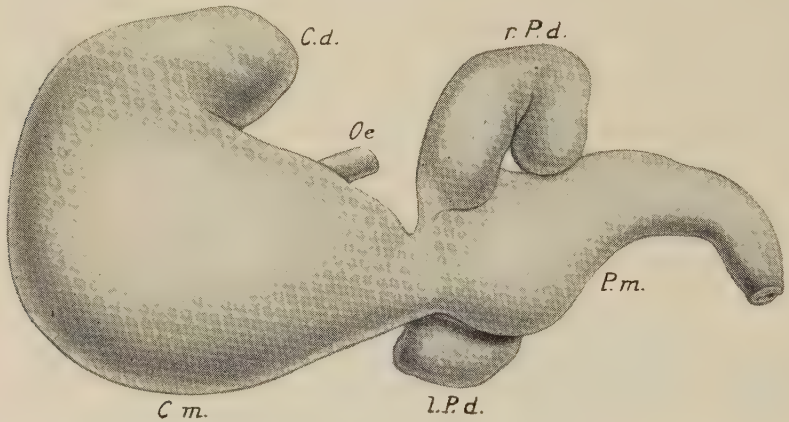


Abb. 6. *Halicore dygong*. Der große Magen in Ventralansicht und etwas von hinten gesehen. C. m. = der Cardiamagen; P. m. = der Pylorusmagen; Oe. = Oesophagus; r. P. d. = der rechte Pylorusdivertikel; l. P. d. = der linke Pylorusdivertikel; C. d. = der Cardiadivertikel.

Der Cardiadivertikel

Der Cardiadivertikel des *Manatus* hat bis zu einem gewissen Grad den Charakter eines Divertikels, bestehend aus einer ziemlich langen Ausweitung mit einer zentralen, schlauchartigen, mit Seitentaschen ausgestatteten Hohlheit. Beim *Dygong* ist die Ausweitung, von der Außenseite des Magens gesehen, schwach und macht nicht den Eindruck, ein spezielles Organ zu sein; dies gilt sowohl für den großen wie für den kleinen Magen (Abb. 2, 3 und 6).

Von der Innenseite gesehen, erweckt der Cardiadivertikel keineswegs den Anschein eines Divertikels. Die Drüsenmasse besteht ganz im Gegenteil aus einer anscheinend kompakten Masse, die den cranialen Zipfel des Cardiamagens ausfüllt, ja sie erscheint sogar als eine Erhebung (Abb. 4) mit einer länglichen Öffnung in der Mitte (Abb. 7). Diese Öffnung hat eine Breite und Länge von 1,5, bzw. 3 mm.

Der Bau der eigentlichen Drüsenmasse wird hier zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht, teils um ihre Topographie klarzulegen, teils um vielleicht auf Bauverhältnisse auf-



Abb. 7. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. Die Oberfläche des Cardivertikels (Drüsivertikels) und seine Öffnung in der Schleimhaut. Innerhalb der primären wird eine sekundäre Öffnung sichtbar. d, sin und dex. = dorsale bzw. linke und rechte Wand; p. V. = primäre Wand; s. V. = sekundäre Wand.

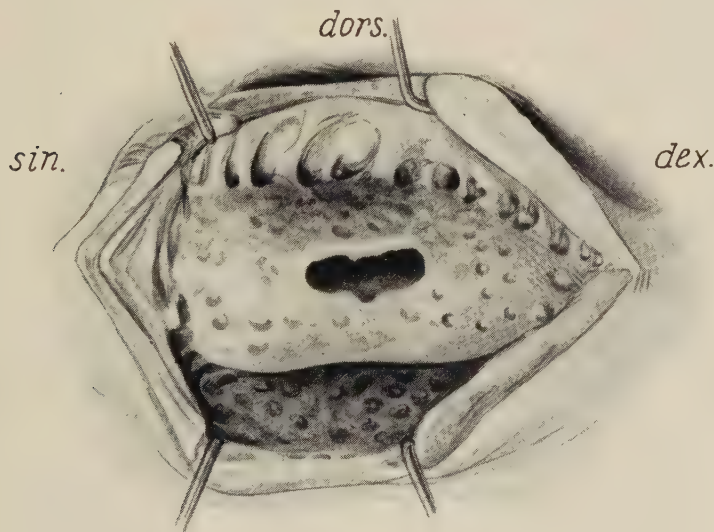


Abb. 8. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. 1. Abdeckung, die 1. Kammer zeigend. Die primäre Wand (vgl. Abb. 7) im Cardivertikel ist durchtrennt, so daß der Boden (die sekundäre Wand) in der 1. Drüschenkammer mit der sekundären Öffnung sichtbar wird.

merksam zu werden, die als Beitrag zur Klarlegung des Entwicklungsprozesses dienen könnten.

Eine einfache Beobachtung von der Innenseite des Cardiamagens zeigt, wie bereits erwähnt, eine kleine Wölbung mit einer länglichen Öffnung in der Mitte; um die Wölbung herum finden sich einige Schleimhautfalten, und zwar namentlich rechts von der Öffnung (Abb. 7).

Durch die Öffnung war eine sekundäre Wand zu sehen, die parallel mit der Oberfläche lag und ebenfalls mit einer Öffnung versehen war. Man hatte den unmittelbaren Eindruck, daß es sich um ein Drüsenlumen handelte, das in zwei Etagen lag. Bei näherer Untersuchung ergab sich, daß es sich nicht nur um zwei, sondern um mehrere Etagen handelte. In der Folge wird daher unter der Bezeichnung primäre Wand jene Wand gemeint sein, welche die Grenze zwischen der Ventrikelhöhle und der 1. Drüsenkammer bildet; die sekundäre Wand bildet den Boden in der 1. Drüsenkammer, die tertiäre bildet den Boden in der 2. Drüsenkammer usw.

Durchtrennt man die primäre Wand und biegt die beiden Hälften voneinander, so entdeckt man in der 1. Drüsenkammer am Boden erst einmal die sekundäre Wand mit ihrer Öffnung und dann größere oder kleinere Taschen, teils in den Wänden der Kammer, teils in ihrer Peripherie (Abb. 8).

Bei Durchtrennung der sekundären Wand gelangt man in die 2. Drüsenkammer, deren Wände überall mit kleinen Vertiefungen oder Taschen ausgestattet sind (Abb. 9). Der Boden dieser Kammer hat beiläufig die Form eines Schlauches oder eines Halbzylinders, und die Öffnung ist ziemlich schmal und gegen rechts zu etwas zugespitzt. Bei Durchschneidung der tertiären Wand wird die 3. Drüsenkammer bloßgelegt (Abb. 10). Am Boden dieser 3. Kammer, also der quartären Wand, besteht der Durchgang zur 4. Kammer nicht wie in den vorhergehenden Fällen in einer einfachen Öffnung, sondern es bildet der Rand der Öffnung eine Spirale, die sich in die 4. Kammer fortsetzt, und diese Spirale nimmt ihren Ausgang von der Unterseite der tertiären Wand, gerade innerhalb der Öffnung in derselben. Bei Durchtrennung der quartären Wand sind wir in die 4. Kammer und bei Durchtrennung der 5. Wand in die 5. Kammer gelangt. Auch hier sind die Wände wie in den übrigen Kammern dicht besetzt mit kleinen Taschen. Die spiralförmige Öffnung geht von der 4. in die 5. Kammer und endet hier links im Boden (der 6. Wand) (Abb. 11).

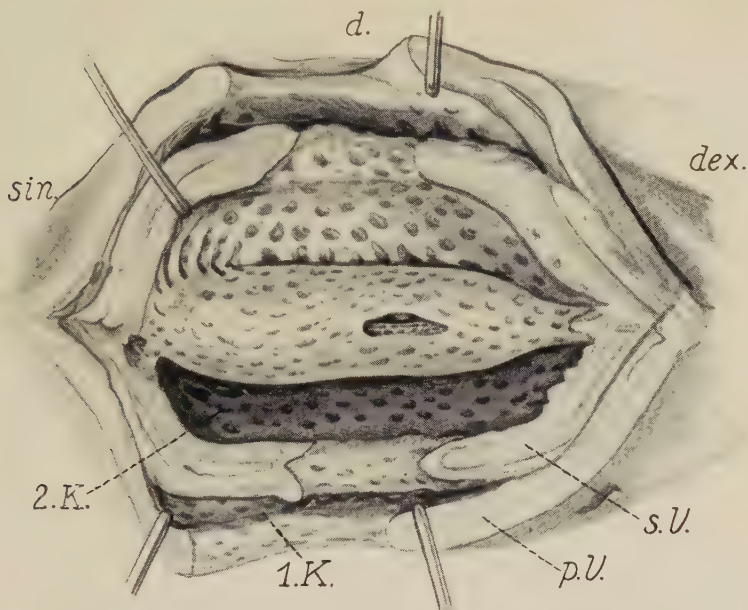


Abb. 9. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. 2. Abdeckung, die 2. Kammer (2. K.) im Cardia-divertikel zeigend. Die sekundäre Wand ist durchtrennt und zur Seite geschlagen, so daß der Boden (die tertiäre Wand) in der 2. Drüsenkammer mit der tertiären Öffnung zutage tritt. 1. K. = 1. Kammer; p. V. und s. V. = primäre und sekundäre Wand; d., sin. und dex. = dorsale, linke und rechte Wand.

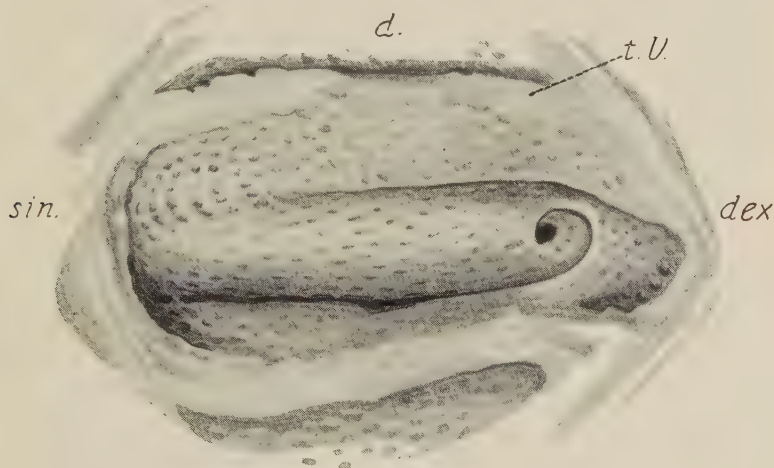


Abb. 10. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. 3. Abdeckung, die 3. Drüsenkammer im Cardia-divertikel zeigend. Die tertiäre Wand (t. V.) ist durchtrennt und zur Seite geschlagen, so daß der Boden (die quartäre Wand) in der 3. Kammer mit der quartären Öffnung zutage tritt. Ferner ist zu beobachten, daß die Scheidewand zwischen den Kammern eine Spirale bildet, die an der Unterseite der tertiären Wand beginnt; d., sin. und dex. = dorsale, linke und rechte Wand.

Der Boden in der 5. Kammer ist anders gestaltet wie in den übrigen Kammern. Die übliche, ungefähr zentral gelegene Öffnung ist vorhanden, aber ventral zu ihr finden sich vier ovale Öffnungen vor, die in die ventrale Seite des Zipfels der Drüsenmasse (von außen als der craniale Zipfel im Cardiamagen erkennbar) hinabführen. Die Zentralöffnung selbst geht in die korrespondierende, dorsale Seite des Zipfels ein, den Eingang zu mehreren großen Taschen in der Drüsenmasse bildend (Abb. 11).

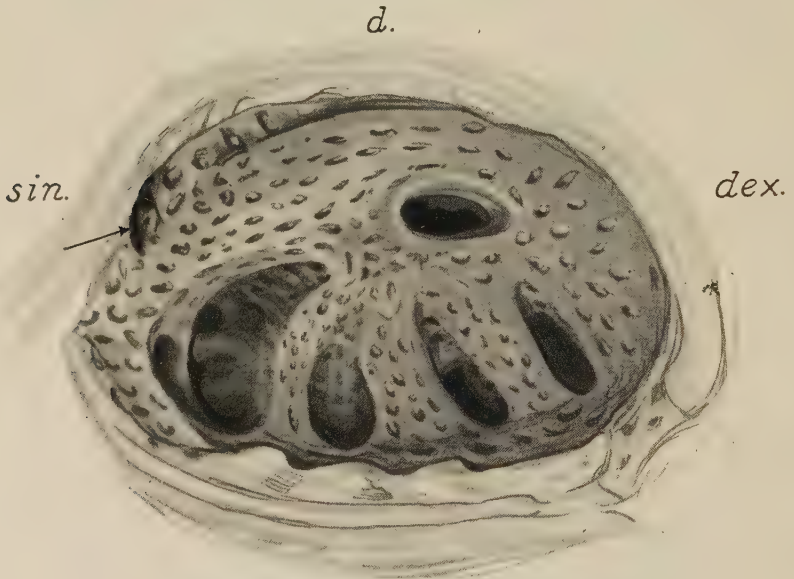


Abb. 11. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. 5. Abdeckung, die 5. Drüsenkammer im Cardiadivertikel zeigend. Die 4. und 5. Wand sind durchtrennt, so daß der Boden der 5. Kammer mit Zentralöffnung und Seitenöffnungen hervortritt. Die Spirale endet mit dieser Wand am Pfeil.

Sichere Anhaltspunkte für eine Klarlegung, wie sich der Aufbau dieser Drüsenmasse vollzogen hat, vermögen diese wenigen Angaben über den topographischen Aufbau derselben nicht zu geben. Immerhin glauben wir sie mit einem gewissen Recht als Grundlage für die nachfolgende theoretische Betrachtung nehmen zu dürfen. Geht man davon aus, daß die Drüsen der Schleimhaut im primitiven Magen ganz oder nahezu regelmäßig verteilt sind, so wird eine jede Konzentration ihrer Drüsen von sekundärer Art, und daher Aufbau oder Entwicklung einer so komplizierten Drüsenmasse wie die des Cardiadivertikels auch eine sekundäre Bildung sein. Man kann

sich dann vorstellen, daß eine konzentrierte Ansammlung der verhältnismäßig einfachen, tubulösen Drüsen der Schleimhaut durch eine spiralförmige Wachstumsbewegung in die Tiefe gegangen und diese Entwicklung so lange fortgeschritten ist, bis eine große Drüsenmasse mit einem zentralen, longitudinal verlaufenden Kanal und einer Spiraltasche längs des Kanals entstanden ist. Ist der Kanal kurz und liegen die Windungen der Spirale dicht, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß die Spirale sich stellenweise durch partielle Verwachsungen zu Ringen ausgebildet hat und dadurch die untereinander liegenden Kammern entstanden sind. Wir bringen anschließend ein Bild (Abb. 7 bis 12, speziell Abb. 12) von den drei ersten Kammern im Cardiavertikel des Dygong. Beim Dygong hat die Etagenbildung hier innegehalten, denn die Spirale beginnt auf der Unterseite der Decke in der 3. Kammer und reicht bis zum Boden in der 5. Kammer,

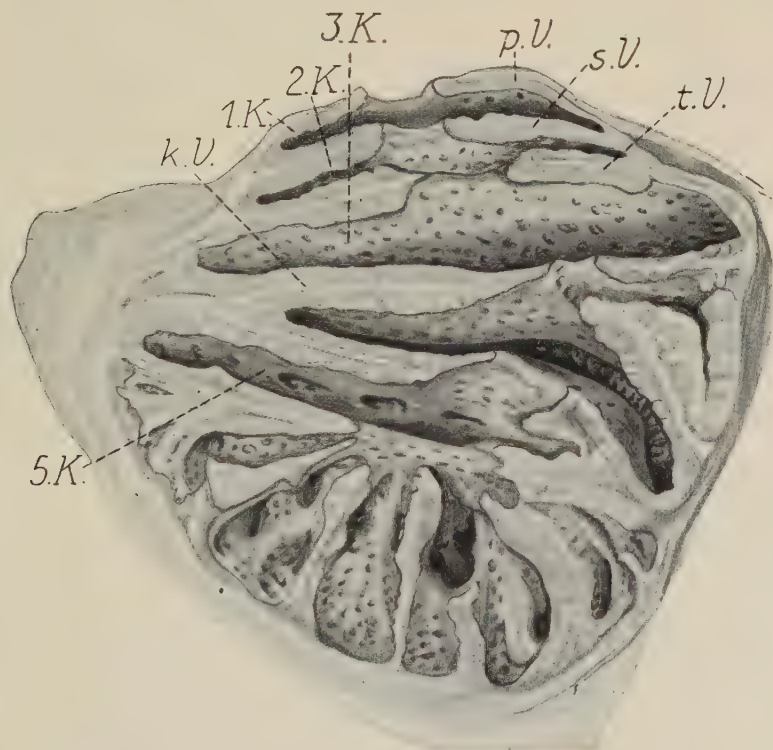


Abb. 12. *Halicore dygong*. Vom kleinen Magen. Längsschnitt durch den Cardiamagen mit seinem Drüsendifertikel. Alle Drüsenkammern sind sichtbar sowie ferner die längsgestellten, etwas divergierenden Kammern im Zipfel der Drüsenmasse. 1. K. bis 5. K. = 1. bis 5. Kammer; p. V., s. V., t. V. und k. V. = primäre, sekundäre, tertiäre und quartäre Wand.

auch im Cardia-divertikel des großen Magens zeigen sich mehrere Spuren einer Spiralbildung, und die Verhältnisse dort sind ausgesprochen dazu angetan, die oben angeführten theoretischen Betrachtungen zu stützen.

Der große Dygongmagen

Im Äußeren gibt es nur einen geringen Unterschied zwischen dem großen und dem kleinen Magen, was aus einer Vergleichung von Abb. 6 und 3 ersichtlich wird. Der craniale Zipfel des großen Cardiamagens ist nicht so dicht an die *Curvatura minor* angedrückt. Ferner ist die *Curvatura minor* bei dem kleinen Magen verhältnismäßig länger (Abb. 6).

Obgleich der große Dygongmagen nur etwa doppelt so groß ist wie der kleine Magen, sind seine Wände verhältnismäßig doch ganz bedeutend dicker. Dies stimmt überein mit der auf Seite 202 angestellten Vermutung über die Größe der Tiere. Von der Wand des Cardiamagens wäre folgendes zu sagen: Verfolgen wir die *Curvatura minor* des Cardiamagens von der Verengung zwischen den beiden Magen, indem wir nach links gehen, so finden wir, daß die Wand sehr dick ist, nämlich etwa $1\frac{1}{2}$ bis 2 cm in der Nähe des Pylorusmagens mißt, während sie auf der Strecke dorsal zur Speiseröhre dünner wird und an der dünnsten Stelle nur etwa $\frac{1}{2}$ cm beträgt. Erst in der Nähe des Zipfels am Cardiamagen oder am Divertikel wird die Wand ein wenig dicker, etwa 0,8 cm.

Das eigentliche Feld, wo die Speiseröhre in die *Curvatura minor* eintritt, ist hingegen bedeutend kräftiger. Die Dicke der Magenwand ist 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm um die Einmündung der Speiseröhre.

Die Cardiadrüse oder der Cardia-divertikel füllt den ganzen cranialen Zipfel des Cardiamagens aus. Wenden wir uns der linken Seite des Magens, also der *Curvatura major* zu, ganz in der Nähe des Divertikels, so haben die Wände eine Dicke von 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm, und folgen wir der Rundung der *Curvatura major* nach rechts, so wird die Dicke der Magenwand auf dem caudalen Feld, nämlich dem Feld gerade gegenüber der Einmündung der Speiseröhre, plötzlich abnehmen. Die Wand mißt hier nur 3 bis 5 mm, und diese dünne Wand setzt sich fast bis ganz an die Verengung zwischen Cardia- und Pylorusmagen fort. Hier nimmt die Dicke der Wand wieder rasch zu, und sie beträgt in der eigentlichen Einengung 1,5 bis 1,8 cm. Wir haben also, wie bei dem kleinen Magen, die dünnste Wand gerade gegenüber der Einmündung der Speiseröhre. Hingegen sind die

Seitenwände, gleichgültig ob dorsale oder ventrale Wand, von ganz ansehnlicher Dicke. Die Schleimhaut des Magens ist ziemlich gefaltet, ganz wie bei dem kleinen Magen, doch muß bemerkt werden, daß dieser Magen kontrahiert ist und die Falten wahrscheinlich Kontraktionsfalten sind.

Der Pylorusmagen dieses Objektes hat Form und Aussehen wie bei dem kleineren Dygong. Hingegen sind die Wände bedeutend kräftiger. In der *Curvatura minor* ergibt sich derart eine Wanddicke von 1,2 bis 0,8 cm. Eine ähnliche Wanddicke finden wir im ganzen distalen Teil der *Curvatura major*, hingegen beträgt die Dicke der Wand im dünnsten Teil des Pylorusmagens, nämlich in der caudalen Rundung, nicht mehr als 0,5 cm. Der eigentliche Sphincter pylori ist ein ziemlich kräftiger Sphinctermuskel mit einer Wand von ungefähr 0,8 cm Dicke. Die beiden Pylorusdivertikeln haben ebenfalls gleiche Form und gleiches Aussehen im großen wie im kleinen Magen. Die Wand der Divertikeln ist inwendig stark gefaltet, ganz wie im kleinen Magen. Ihre Ausmündung findet dicht nebeneinander in der *Curvatura minor* sowie in der Nähe der Verengung zwischen den beiden Magenabschnitten statt.

Die Verengung zwischen Cardia- und Pylorusmagen hat den Charakter eines regulären Sphincters. Die Wanddicke in diesem Sphincter ist etwas ungleich. Er ist ungefähr doppelt so dick an der cranialen wie an der caudalen Seite. Er hat die Funktion eines typischen Sphinctermuskels, und er ist imstande, die Öffnung vollständig zu schließen. Der Sphinctermuskel bildet an der Einmündung in den Pylorusmagen eine ganz flache Erhöhung, während er im kleinen Magen mit einer Uteruseinmündung in die Scheide verglichen werden könnte.

Die Wände der Pylorusdivertikeln haben eine Dicke von $\frac{1}{2}$ bis 1 cm. Das eigentliche, blinde distale Ende derselben hat die weitaus dickste Wand und ist in beiden Divertikeln so stark abgebogen, daß innen eine Art Querfalte entsteht. Das Lumen des distalen Endes der beiden Divertikeln ist ziemlich eng, im Gegensatz zum proximalen Teil derselben, wo es relativ groß ist. Querfalten, wie wir sie im kleinen Pylorusmagen gefunden haben, kommen hier nur spurenweise vor.

Der Divertikel des Cardiamagens oder die Divertikeldrüse hat nur eine, und zwar ovale Öffnung in die Magenöhle hinein. Der Länge nach mißt die Öffnung etwa 1 cm, der Breite nach etwa 5 mm. Der Divertikel ist seinerzeit durchtrennt und dadurch etwas zerstört worden, doch ließ sich folgendes ohne Schwierigkeit feststellen: Es

finden sich Spuren einer Spiralbildung von der Unterseite der sekundären Wand und an die Oberseite der tertiären Wand hinab. Es standen also die 2. und 3. Kammer miteinander durch eine Spiralwand in Verbindung. Es fanden sich im ganzen 7 Kammern vor, und die Mehrzahl der folgenden Kammern stand auf gleiche Weise durch eine Spiralwand in Verbindung miteinander. Indessen muß bemerkt werden, daß der unmittelbare Eindruck bei einer Betrachtung von oben der einer Kammer mit einer kreisförmigen Wand war, weil die Spuren einer Spiralbildung ausschließlich nur auf der Unterseite der Wände bemerkbar waren. Die 7. Kammer war ziemlich groß und entspricht beiläufig der letzten Kammer im kleinen Magen. Der Zipfelteil selbst war etwas mehr entwickelt und etwas kräftiger als bei dem kleinen Magen und die Kammern etwas unregelmäßig in der Form, aber die Öffnungen oder das Lumen in diesen Kammern lag etwas divergierend ganz wie bei dem kleinen Magen.

Nach Leydig (*Manatus australis*) und Waldeyer (*M. americanus*) ist uns bekannt, daß beide Magenabschnitte in ihren Wänden Drüsen aufweisen. Vom Cardiamagen berichtet Leydig, daß die Schleimhaut glatt und drüsenlos sei, während Waldeyer kurze tubulöse Drüsen findet, in welchen er keine Haupt- und Belegzellen feststellen konnte. In der Drüsenmasse des Cardia-divertikels findet Leydig Labdrüsen, während Waldeyer auch hier kein Vorkommen von Haupt- und Belegzellen feststellen konnte.

Leydig gibt an, daß sich Labdrüsen im Pylorusmagen und seinen Divertikeln vorfinden, wogegen Waldeyer nur „lange Drüsen-tabuli in der Cardiaabteilung des Magens“ konstatiert.

Um auch meinen Beitrag zur Klärung dieser Unsicherheit zu leisten, wurden von beiden Magenabschnitten an mehreren Stellen Schnittpräparate von der Schleimhaut hergestellt. Leider zeigte es sich, daß die mehr als hundertjährigen „Spiritusmagen“ selbst für eine elementäre histologische Untersuchung ganz ungeeignet waren. In der Drüsenmasse des Cardia-divertikels wurden tubulöse Drüsen ähnlich den gewöhnlichen Fundusdrüsen gefunden, aber das Material war von so geringer Beschaffenheit, daß ein Vorkommen von Haupt- und Belegzellen nicht zu konstatieren war. Übereinstimmend mit Waldeyer fanden sich tubulöse Drüsen an anderen Stellen des Cardiamagens vor. Im Pylorusmagen war die Schleimhaut nur an einer einzigen Stelle so beschaffen, daß sich Drüsen feststellen ließen, auch diese waren tubulös.

Zusammenfassung

Es wurden zwei Dygongmagen untersucht, die aus einer mehr als hundertjährigen, heute verfallenen und aufgelassenen Sammlung herrühren. Die Topographie des Magens wird auf Grund dieser beiden Magen untersucht und damit die früheren spärlichen und sehr kurzgefaßten Mitteilungen bestätigt. Der Magen besteht aus zwei getrennten Abschnitten, dem Cardiamagen und dem Pylorusmagen. In den Pylorusmagen münden zwei Divertikeln, und im Cardiamagen befindet sich eine ziemlich kompakte Drüsenmasse, die dem Cardia-divertikel des *Manatus* entspricht.

Es wird hervorgehoben, daß die Muskulatur in der Einschnürung die Funktion eines wohlentwickelten Sphincter vertritt, der imstande ist, den Durchgang zwischen den beiden Abschnitten vollkommen zu unterbinden. Gleichzeitig wird eine eingehende Besprechung der eigentümlichen Bauverhältnisse im Drüsendifertikel des Cardiamagens gegeben, und es wird gezeigt, wie die Entwicklung einer so eigentümlichen Drüse möglicherweise vor sich gegangen sein kann.

Literaturverzeichnis

Bronn, H. G.: Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs 6, Abt. V (1874 bis 1900). — Carus, C. G., und Otto, A. W.: Erläuterungstafeln zur Vergleichenden Anatomie. H. IV, Leipzig (1835). — Cuvier, G. de: Leçons d'anatomie comparée. T. III, Paris (1805). — Home, E.: Particulars respecting the anatomy of the Dugong, intended as a Supplement to Sir T. S. Raffles' Account of that animal. Philosoph. Transact. Royal Society, London. Part II (1820). — Home, E.: On the peculiarities that distinguish the Manatee of the West Indies from the Dugong of the East Indian seas. Philosoph. Transact. Royal Society, London. Part. II (1821). — Home, E.: Lectures on Comparative Anatomy. Vol. IV, London (1823). — Leydig, Franz: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt am Main (1857). — Meekel, J. F.: System der vergleichenden Anatomie. IV. Theil. Halle (1829). — Murie, J.: On the Form and Structure of the Manatee (*Manatus americanus*) (1870). Transact. Zool. Soc. London. Vol. VIII (1874). — Rüppell, E.: Beschreibung des im rothen Meere vorkommenden Dugong (*Halicore*). Museum Senckenbergianum 1 (1834). — Siebold, v., und Stannius, H.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin (1846). — Stamford, Th.: Some account of the Dugon. By Sir Thomas Stamford Raffles, Govenor of Sumatra; communicated in a Letter to Sir Everard Home, Bart V. P. R. S. Philosoph. Transact. Royal Society London. Part II (1820). — Waldeyer, W.: Über den feineren Bau des Magens und Darmkanals von *Manatus americanus*. Sitz. Ber. Akad. Wiss., Berlin (1892). — Weber, M.: Die Säugetiere. Jena (1904). — Wiedersheim, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena (1909).

*Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neuroanatomische Abteilung
in Gießen (Prof. H. Spatz) und dem Anatomischen Institut der Universität Wien
(Prof. H. v. Hayek)*

Die Arteria carotis interna im Bereiche des Keilbeines bei Primaten¹

Über den sogenannten „Carotis-Siphon“

Von

W. Platzner

Mit 16 Textabbildungen und 1 Tabelle

(Eingegangen am 4. November 1955)

Einleitung

Bisher wurde der A. carotis interna im Schädelbereich in der Literatur über tierische Primaten keine Aufmerksamkeit geschenkt. Wohl sind Arbeiten über die menschliche Carotis int. (Rüdinger, 1888; Fuchs, 1925; Moniz, 1940 und Fischer, 1953 u. a. m.) veröffentlicht, wobei sich auf Veranlassung von Spatz dessen Mitarbeiter Doerfler (1935) und Zucha und Dei Poli (1940) mit diesem Gebiet näher beschäftigt haben. Näher untersucht wurden auch verschiedene Säugetiere (Franck, 1894; Tandler, 1898, 1902; Schöppler, 1900; Hofmann, 1900; Ruedi, 1922; Zietzschmann, 1922; Ellenberger-Baum, 1926; Ledenyi, 1931;

¹ Herrn Prof. Spatz danke ich für den Hinweis auf das Thema sowie für die Ermöglichung eines Aufenthaltes an seinem Institut; Herrn Prof. v. Hayek, meinem Chef, für die Beurlaubung und Anregungen sowie Herrn Doz. Hofer für Anregung und Beratung bei der Arbeit. Weiters darf ich auch Herrn Prof. Starck für Beistellung von Material und Arbeitsmöglichkeit an seinem Institut danken.

Der Mainzer Akademie danke ich für die finanzielle Unterstützung, ebenso dem Bundesministerium für Unterricht in Wien, das mich unter günstigen Umständen beurlaubte.

Für die Herstellung der Abbildung 1 bin ich Herrn L. Schrott, für die der Abbildungen 2 bis 11 Herrn F. Batke zu großem Dank verpflichtet.

Hafferl, 1933; Daniel, Dawes, Prichard, 1953; Ask-Upmark, 1953), insbesondere Haussäugetiere, von denen wiederum das Pferd die meiste Berücksichtigung in der Literatur gefunden hat (Franek, Ruedi, Zietzschmann, Ellenberger-Baum). Besonders Ruedi beschrieb beim Pferd außerordentlich genau den Verlauf der A. carotis interna. Sie spaltet sich im Sinus cavernosus jederseits in zwei Gefäße auf. Außerdem erfolgt eine Verbindung beider Seiten im Bereiche des Sinus intercavernosus dorsalis durch eine A. intercarotica. Dabei kommt es nach Ellenberger-Baum zu einer meist konstanten Schlingenbildung der beiderseits in den Sinus eintretenden Gefäße.

Bei den Wiederkäuern, bei Schwein und Katze finden wir an Stelle eines einheitlichen Gefäßes ein „Wundernetz“, von dem schließlich eine A. carotis cerebialis entspringt. Dieses Wundernetz entsteht aus der A. maxillaris int. und damit kommt es also zur Blutversorgung des Großhirns durch die A. carotis ext. Das sog. „Rete carotidis“ bzw. die A. carotis int. beschrieben auch sehr genau Daniel, Dawes, Prichard für Hund, Schwein, Rind, Katze, Ratte und Kaninchen. Bei Ratte und Kaninchen findet sich weder eine Retebildung noch irgendeine Biegung im Verlauf der A. carotis interna.

Ask-Upmark beschreibt bei den Halbaffen *Stenops gracilis* (*Lori grac.*) und *Otolicnus crassicaudatus* (*Galago*) das Verhalten der A. carotis int., die hier ein extracranielles Wundernetz besitzen und durch ein Foramen — nicht durch einen Kanal — die Schädelhöhle betreten soll (darüber s. auch Hafferl).

Die Tatsache, daß die im Sinus cavernosus gelegene Arterie kurz vor dem Durchtritt durch die Dura und vor der Aufsplitterung in die Gehirngefäße einmal beim Menschen (und auch bei einigen Säugetieren) Biegungen aufweist, andererseits bei anderen Säugetieren eine Auflösung in ein Netz erfährt, hat zu einer funktionellen Deutung dieser Anordnung Anlaß gegeben. Es lag nahe, daran zu denken, daß diese Bildungen (Biegungen, Schlingen, Rete mirabile) mit einer Druckminderung verbunden sein könnten, eventuell im Sinne eines Schutzmechanismus für die Gehirndurchblutung. Es wird vermutet, daß sowohl auf mechanischem als auch auf nervösem¹ Wege eine Herabsetzung des Druckes kurz vor der Aufsplitterung in die Gehirnarterien zustande kommt. Diese und ähnliche Gedankengänge sind

¹ Dabei denkt Spatz an den nervösen Plexus, der die A. carotis interna besonders im Bereich ihrer Biegungen begleitet.

von Spatz und seinen Mitarbeitern Doerfler sowie Dei Poli und Zucha, denensich Rauber-Kopsch anschließen, für den Menschen und von Zietzschmann für das Pferd geäußert worden. Dagegen vertreten Rüdinger und später insbesondere Fuchs nicht diesen Standpunkt. Wir wollen uns mit diesen Deutungen nur am Rande befassen, da es uns wesentlicher erscheint, eine rein vergleichende anatomische Darstellung zu geben, eine Grundlage zu schaffen, die es vielleicht ermöglicht, neue Gesichtspunkte über die Funktion der menschlichen Carotis zu gewinnen. Da die Simiae die dem Menschen am nächsten stehende Tiergruppe sind, weiter gerade bei ihnen die Carotis interna im Bereiche des Schädels bisher nicht berücksichtigt wurde, glaube ich berechtigt zu sein, darüber zu berichten. Es soll die Carotis interna bzw. eventuelle Ersatzbildungen im Bereiche des Keilbeines bei verschiedenen Gattungen der Simiae untersucht und mit der menschlichen Carotis verglichen werden.

Wie verhält sich nun die A. carotis int. beim Menschen? In den verschiedensten Anatomieatlanten (Toldt-Hochstetter, Rauber-Kopsch, Sobotta usw.) finden sich Bilder über die Carotis mit ihren Biegungen. Schon J. J. Wepfer, ein Schweizer Anatom und Arzt des 17. Jahrhunderts, beschreibt und bildet die intracraniellen Biegungen der Carotis interna ab.

Die Carotis interna zieht nach ihrem Ursprung aus der Carotis communis in einen laterodorsal konvexen Bogen nach aufwärts, um astlos in den Canalis caroticus einzutreten, wobei sie unmittelbar vor ihrem Eintritt noch eine nach medial konvexe Krümmung in variabler Stärke beschreibt. Diese Krümmung kann fast bis zu einer Kreisbildung führen, wie es nach Moniz auch Lima Almeida und Lidia Manso beschrieben haben. Im weiteren Verlauf der Carotis finden wir meistens vier Krümmungen, und zwar die erste im Canalis caroticus. Das Gefäß zieht von caudal nach medio-cranial und biegt scharf nach ventromedial um. Die zweite Krümmung findet sich am Austritt aus dem Knochen bzw. medial von der Lingula sphenoidalis, die hier mit einem entsprechenden Fortsatz des Os temporale einen ringförmigen Abschluß des vorher schon dehiszent werdenden Kanals bilden kann. Der dehiszente Kanal wird durch eine fibröse, sehnig glänzende Platte bedeckt, die mit ihrem freien Rand einerseits an der Lingula und andererseits an der Pyramide ansetzt (Abb. 1). Wenn Lingula und Fortsatz des Os petrosum miteinander fest verwachsen sind, so finden wir trotzdem am medialen Rand beider Fortsätze noch ein — wenn auch ganz schmales — Band.

Die Carotis, die hier den Sinus cavernosus betritt¹, biegt nach cerebral, um sich in der 3. Krümmung (Abb. 2), die sich unmittelbar anschließt, nach ventral und meistens laterobasal zu wenden. Sie zieht nun im Sulcus caroticus (eine Knochenfurche des Keilbeinkörpers)

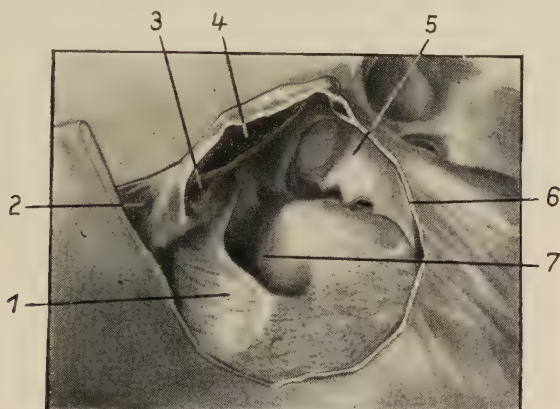


Abb. 1. Darstellung der bandartigen Verbindung (fibrösen Deckplatte) zwischen Lingula sphen. und Os petrosum. Das periostale Blatt der Dura ist im Sinusbereich erhalten. Ansicht der rechten Seite. 1 fibröse Deckplatte; 2 Impressio trigemini; 3 Duraöffnung f. den N. abducens (Eintritt in den Sinus cavernosus); 4 Verbindung zwischen Sinus cavernosus und Plexus basilaris; 5 Mediale Wand des Sinus cavernosus; 6 Duraschnittlinie; 7 Sulcus caroticus.

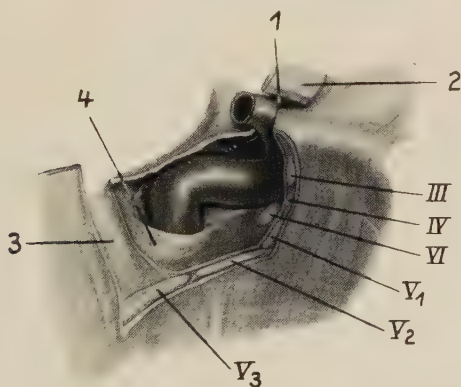


Abb. 2. *Homo*. Carotisbiegungen im Sinus cavernosus der rechten Seite.
1 A. ophthalmica; 2 N. opticus; 3 Impressio trigemini; 4 fibröse Deckplatte;
III—VI = Hirnnerven (durchtrennt).

¹ Ich möchte diese Strecke der Carotis im Sinus cavernosus als interdural bezeichnen, da sie hier zwischen periostalem und meningealem Blatt der Dura mater gelegen ist. Es wäre demnach der Sinus cavernosus auch in einem Spatium interdurale gelegen.

bis lateral und etwas hinter und unterhalb des Proc. clin. ant., wo die 4. Krümmung erfolgt. (Hier können beide Schenkel einen spitzen Winkel bilden, und zwar zieht dann der zuführende Schenkel der Carotis nach laterobasal, der abführende cerebralwärts gelegene nach cerebral und dorsal.) Im Sinus cavernosus gibt die Carotis feine Ästchen zur Hypophyse, zum Clivus und zum Foramen ovale ab. Anschließend durchbricht die A. carotis int. medial und etwas hinter der Spitze des Proc. clin. ant. die Dura. Der folgende Abschnitt ist variabel, im allgemeinen jedoch sehr kurz. Der hier beschriebene Verlauf der Carotis im Sinus cavernosus ist der am häufigsten anzutreffende, jedoch kann sie auch nahezu biegungslos verlaufen (Abb. 3).

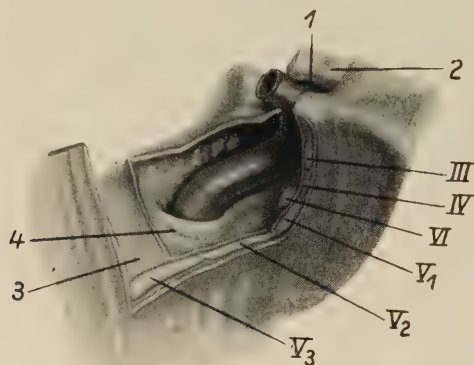


Abb. 3. *Homo*. Nahezu biegungslose Carotis im Sinus cavernosus der rechten Seite. Beschriftung wie Abb. 1.

Die beschriebenen Biegungen, die auch verstärkt sein können, wie es Sobotta abbildet, werden insbesondere in der klinischen Literatur auf Grund des angiographischen Bildes als „Carotissiphon“ bezeichnet. Wie schon Spatz und seine Mitarbeiter Dei Poli und Zucha erwähnen, ist es wohl besser, von einer schraubigen Verdrehung der Carotis im Sinus cavernosus zu sprechen, da ja die genannten Biegungen durchaus nicht in einer Ebene liegen. Jedoch hat sich die Bezeichnung „Carotissiphon“ in der klinischen Literatur weitgehend eingebürgert.

Die Variabilität der Carotisbiegungen im Bereich des Sinus cavernosus soll in einer eigenen Arbeit gezeigt werden. Die Bedeutung dieses Gefäßabschnittes liegt für die Klinik u. a. darin, daß sich in diesem Bereiche, offenbar durch eine besondere Beanspruchung, schon frühzeitig arteriosklerotische Veränderungen manifestieren (Doerfler).

Material und Methoden

Bei den Präparaten handelte es sich mit Ausnahme von *Lemur macaco* (Kaliumbichromatfixierung), *Macacus spec.* (Karbolfixierung), *Pan IV, V* und *Gorilla* (Kaliumbichromatfixierung) durchwegs um in Formalin fixierte Präparate. Alle waren älteren Datums, Alters- und Geschlechtsangaben waren mit Ausnahme von *Macacus silenus II*, *Papio sphinx* und *Pongo I* leider nicht vorhanden. Jedoch nach den Gebissen und Epiphysenfugen läßt sich schließen, daß es sich mit Ausnahme der beiden *Macacus cynomol.* durchwegs um reife Tiere gehandelt hat. Insgesamt wurden Schädel bzw. Schädelhälften von 32 verschiedenen Tieren untersucht, und zwar¹:

Prosimiae

- 1 *Darubentonia*
- 1 *Lemur macaco*

Simiae

Platyrrhina (Ceboidea)

- 1 *Callithrix spec.*
- 1 *Alouatta spec.*
- 2 *Cebus fatuellus*
- 3 *Ateles spec.*

Catarrhina (Cercopithecoidea)

- 1 *Macacus spec.*
- 2 *Macacus rhesus*
- 2 *Macacus silenus* (II ♀ 4—5 J.)
- 2 *Macacus cynomolgus*
- 1 *Cynocephalus niger*
- 1 *Papio sphinx* (♂ 2 J.)
- 2 *Chaeropithecus spec.*
- 2 *Cercopithecus spec.*

Hominoidea

- 1 *Symphalangus syndactylus*
- 2 *Pongo pygmaeus* (♂)
- 6 *Pan*
- 1 *Gorilla*

Außerdem konnte ich durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. Starek mikroskopische Schnittserien von einem *Alouatta foetus* von 36 mm St. Sch. L. und einem *Macacus cynomolgus Foetus* von 140 mm St. Sch. L. untersuchen.

Insgesamt umfaßte die Untersuchung 32 Präparate, wobei ich bestrebt war, einerseits ein umfassendes Material vorzulegen, andererseits bei einer oder der anderen Species mehrere Präparate zu bringen, um eine gewisse Variationsbreite zu zeigen. Leider war das letztere in dem geplanten Ausmaße nicht möglich, da von den vorliegenden Genera und Species zu wenig Material vorhanden war. Eine spätere Arbeit an *Macacus rhesus* soll bei dieser Species die Variationsbreite berücksichtigen.

¹ Die Nomenklatur entspricht der von W. Fiedler (1956) angegebenen.

A) Präpariermethode

Handelte es sich bei den Präparaten um eine ganze Schädelbasis, so wurden einerseits beide Carotiden von oben her dargestellt, andererseits auch ihr Verlauf im Halsbereich. Die Präparation des Halsbereiches erfolgte aus der Erwägung, ob nicht, noch ehe die Carotis die knöcherne Schädelkapsel betritt, eine Schlingenbildung oder Anastomosen vorhanden sind.

Außerdem wurden bei zwei Präparaten (*Cynomolgus I* und *Macacus silenus I*) der knöcherne Kanal der Carotis eröffnet, um zu untersuchen, ob es innerhalb des Kanals zu Anastomosen oder Schlingenbildungen kommen kann.

Die Präparation im Sinus cavernosus wurde bei allen Objekten gleich durchgeführt. Zuerst erfolgte die Herauspräparation des 3. und 4. Hirnnerven aus der Dura und Durchtrennung vor ihrem Eintritt in die Fiss. orb. sup. Anschließend erfolgte die Spaltung und Abtragung der Dura über Stamm, Ganglion und Ästen des Trigemini und Darstellung mit nachfolgender Durchtrennung der Äste knapp bevor sie die Schädelhöhle verlassen. Erst durch Entfernung des Trigemini Stammes konnte bei vielen Formen ein in einer Furche des Petrosus liegender Abschnitt der Carotis freigelegt werden, der ebenfalls als intracranial bezeichnet werden muß, dessen Länge aber verschieden ist, je nachdem der Übergang des Sulcus o. petrosi in einen Sulcus caroticus (sphenoidalis) mehr oder weniger weit lateral liegt. Nachdem die Wand des Sinus cavernosus abgetragen war, präparierte ich den N. abducens, und zwar entweder in seiner ganzen Verlaufsstrecke vom Duradurchtritt an, oder wenn ein Canalis abducens, eine sog. „Abducensbrücke“ (die wir auch beim Menschen als Varietät vorfinden können, s. darüber Schultze-Lubosch, 1935; bei Primaten fand ich sie bei *Cebus fatuellus II* und *Macacus silenus I*) vorhanden war, erst ab seinem Eintritt in den Sinus cavernosus. Der N. abducens liegt hier immer lateral von der Arterie. Nach Zurückschlagung des Nerven lag die Carotis in ihrer ganzen Strecke innerhalb des Sinus cavernosus, d. h. entweder beginnend medial von einer Lingula sphenoidalis (bzw. des Bandes zwischen Lingula und Fortsatz des Os petrosus) oder noch innerhalb des Os petrosus in einem Sulcus desselben frei zugänglich vor. Kleine Äste zur Hypophyse wurden — soweit sie makroskopisch darstellbar waren — präpariert. Mit der Eröffnung des Sinus cavernosus wurden gleichzeitig auch Sinus petrosus superf. und Plexus basilaris bzw. bei *Ateles I* und *II* die hier zwischen beiden Sinus petrosi prof. vorhandene und mit dem Sinus petrosus superf. anastomosierende Querverbindung dargestellt und eröffnet. Aus Übersichtlichkeitsgründen wurden je nach Bedarf Proc. clin. ant. oder post. oder beide und unter Umständen auch Teile des Clivus reseziert. Eventuelle anatomische Besonderheiten sollen bei den einzelnen Präparaten angeführt werden.

Die Präparation des Halsteiles der Carotis int. erfolgte entweder von medial oder von lateral. Irgendwelche Schlingen, wie sie beim Menschen retropharyngeal gelegentlich vorkommen, wurden nicht gefunden. Es wurden von den vorher genannten Präparaten daraufhin untersucht: *Alouatta*, *Cebus fatuellus I*, *Ateles I*, *Macacus cynomolgus I*, *Chaeropithecus spec. I*, *Cercopithecus spec. I*, *Pongo pygmaeus I*, *Pan II*.

Die Darstellung des Kanalabschnittes erfolgte bei *Cynomolgus* und *Macacus silenus I* (s. o.) von medial, wobei der Knochen des *Macacus silenus* entkalkt war¹ (s. S. 227). Bei beiden wurden keine Besonderheiten gefunden.

B) Beschreibung der Präparate*Prosimiae**Lemur macaco, Daubentonia*

Bei beiden findet sich — wie schon öfter beschrieben — (s. auch Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Zuckerkandl 1899 und Hafferl 1933) nur eine völlig rudimentäre, sehr zarte, dünne und bieguungslose Carotis interna.

Simiae

Platyrrhina: 1 *Callithrix spec.*, 1 *Alouatta spec.*,
2 *Cebus fatuellus*, 3 *Ateles spec.* und
1 *Alouattafoetus* von 36 mm St. Sch. L.

Bei *Callithrix spec.* waren die Verhältnisse des letzten Stückes im Sinus cavernosus nicht mehr bestimmbar, da die Carotiden tief an ihrer Duradurchbruchsstelle abgeschnitten waren. — Die Carotis wird rechts und links unterhalb des Trigeminstammes intracranial und zieht lateral von der hier besonders schlanken und langgestreckten Sella turcica (die deutlich von den beiden akzentuierten mittleren Schädelgruben abgesetzt erscheint) rechts gerade gestreckt, links einen nach medio-dorsal leicht konvexen Bogen beschreibend, von lateral hinten nach medial vorne.

Bei *Alouatta spec.* (Abb. 4) betritt die Carotis int. beiderseits die Schädelhöhle bedeckt vom Trigeminus, indem sie nach medial und vorne umbiegt und dann in Richtung nach medial und etwas nach ventral zieht. Dorso-basal vom Proc. clin. post. biegt die Carotis über dorsal nach ventral um und überkreuzt dabei ihren zuführenden Schenkel. Die Arterie zieht nun nach ventral, um lateral vom Proc. clin. ant. nach medial umzubiegen, unter diesem durchzuziehen und medial von ihm sich nach cerebral zu wenden und die Dura zu durchbrechen. Innerhalb des Sinus cavernosus finden wir einen kleinen Zweig, der zur Hypophyse zieht, und ein weiteres sehr kleines Ästchen, das von der frontalen Strecke der Carotis abgeht und zur Fiss. orb. sup. zieht. — Bei der Präparation fand sich außerdem auf beiden Seiten in der den Trigeminus bedeckenden Duralamelle je ein kleines freies Knochenstück eingebettet.

¹ Entkalkt wurde das Präparat von Herrn Doz. Hofer, der es zu anderen Zwecken benützte, es mir jedoch für meine Arbeit liebenswürdigerweise überlassen hat.

Bei der mikroskopischen Durchsicht einer Schnittserie eines *Alouattafoetus* von 36 mm St. Seh. L. konnte ich bereits eine ausgebildete Biegung der Carotis int. innerhalb des Schädels finden. Es zeigte sich eine deutlich nach dorsal gerichtete U-förmige Biegung.

Bei *Cebus fatuellus I* wird die Carotis rechts am lateralen Rande des Trigeminus, links erst unterhalb des Trigeminus intracraniell. Das weitere Verhalten ist rechts wie links gleich. Die Carotis zieht von lateral hinten unter dem Trigeminus nach medial vorne, in der

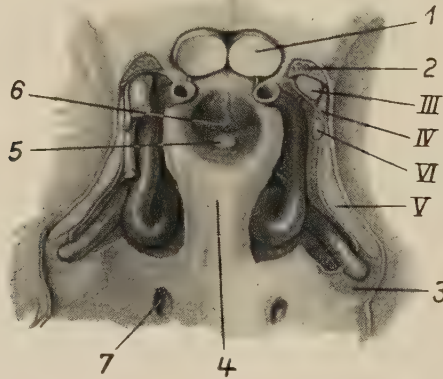


Abb. 4. *Alouatta*. Die Carotis im Sinus cavernosus. Ansicht von oben.
1 N. opticus; 2 Proc. clin. ant. (durchtrennt); 3 Impressio trigemini;
4 Clivus; 5 Hypophysenstiel; 6 Diaphragma sellae; 7 Loch für den Durch-
tritt des N. abducens; III—VI = Hirnnerven (durchtrennt)

seicht auslaufenden Furche des Petrosum liegend, dabei einen leichten, nach medial konvexen Bogen beschreibend. Medial vom Proc. clin. ant. biegt sie nach aufwärts und durchbricht die Dura. Innerhalb des Sinus cavernosus gibt die Carotis nach medial (zur Hypophyse) einen Ast ab.

Bei *Cebus fatuellus II* wird die Carotis int. rechts unterhalb des Trigeminus, links bereits lateral von ihm ohne Biegung intracraniell. Beide ziehen dann geradegestreckt konvergierend nach medio-ventral, um medial neben dem Proc. clin. ant. aufzusteigen und die Dura zu durchbrechen. Dabei ist die Darstellung der Carotiden insofern schwierig, als sich die Pyramidenkanten stark nach vorne überwölben und außerdem eine Knochenbrücke zwischen Proc. clin. post. und Pyramidenspitze besteht (Abducensbrücke). Erst nach Resektion dieser Teile konnten die Carotiden dargestellt werden.

Ateles I, II und III. Bei allen dreien wird die Carotis beiderseits am lateralen Rande des Trigeminus intracraniell und zieht parallel zur Pyramidenkante nach medial und etwas ventral. Unterhalb und lateral vom Proc. clin. post. biegt die Carotis nach medio-ventral um und zieht in dieser Richtung bis medial vom Proc. clin. ant. Hier wendet sie sich nach cerebral und durchbricht die Dura. — Bei *Ateles I und II* kreuzt der Abducens die Carotis gleich medial vom Trigeminus und legt sich nicht dem sagittal verlaufenden Stück der Carotis an. Bei *Ateles I und III* fand sich ein Foramen trigemini. Die Fossa cranii cerebellaris wird bei den beiden zuletzt genannten durch ein Tentorium partim osseum = Lamina tentorialis ossis petrosi (nach Hochstetter) bedeckt.

Catarrhina: 1 *Macacus spec.*, 2 *Macacus rhesus*, 2 *Macacus silenus*, 2 *Macacus cynomolgus*, 1 *Cynomolgus Foetus* von 140 mm St. Sch. L., 1 *Cynocephalus niger*, 1 *Papio sphinx*, 2 *Chaeropithecus* und 2 *Cerco-pithecus*.

Bei *Macacus spec.* und *Macacus rhesus I* werden die Aa. carot. int. beiderseits unterhalb des Trigeminus intracraniell und ziehen von lateral hinten nach medial vorne, um etwas dorsal vom Proc. clin. ant. nach aufwärts umzubiegen und die Dura zu durchbrechen. Bei *Macacus spec.* konnten im Sinus cavernosus beiderseits kleine Ästchen zur Hypophyse präpariert werden.

Bei *Macacus rhesus II* (rechte Hälfte) wird die Carotis am medialen Rande des Trigeminus intracraniell und zieht unter der weit nach vorne ausladenden Pyramidenkante, die mit dem Clivus verschmolzen ist, nach vorne und medial. Basal vom Proc. clin. ant. erfolgt die nach medio-cerebral gerichtete Umbiegung und in dieser Richtung der Durchbruch durch die Dura.

Macacus silenus I zeigt folgenden Befund (Abb. 5): Die Carotis tritt rechts wie links ventro-basal vom Canalis abducentis, medial von der Impressio n. trigemini, in die Schädelhöhle ein, um nach medial zu ziehen. Dann biegt sie in einem schwachen Bogen nach ventro-lateral und basal, um schließlich steil nach aufwärts und medial zu ziehen, bis sie knapp neben dem Proc. clin. ant. die Dura durchbricht. — Die rechte Carotis gibt im Sinus cavernosus einen Ast zur Hypophyse ab. Bei dem vorliegenden Präparat war eine Knochenbrücke zwischen Proc. clin. ant. und post. (*Taenia interclinoidea* nach Hochstetter, 1942) vorhanden, die mit den beiden

Processus und einem Teil des Clivus reseziert wurden. Die Pyramidenkante wölbte sich weit vor, und ein verhältnismäßig langgestreckter Clivus war vorhanden.

Macacus silenus II zeigt beiderseits die Carotis vom Trigeminus bedeckt in die knöcherne Schädelhöhle eintretend und nach medial ziehend. Lateral von ihr ist der N. abducens gelegen, der die Carotis knapp nach ihrem Eintritt überkreuzt. Die Carotis beschreibt unter dem Proc. clin. post. einen nach medio-dorsal leicht konvexen Bo-

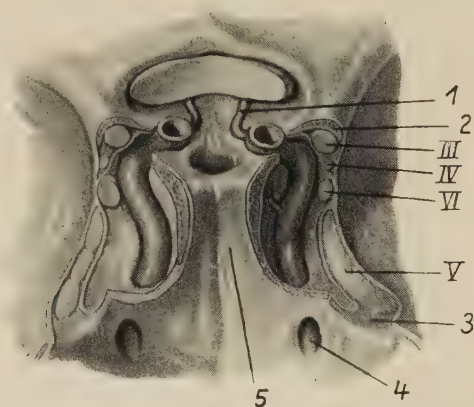


Abb. 5. *Macacus silenus I*. Ansicht von oben. Beiderseits partielle Resektion des Clivus von lateral. 1 A. ophthalmica; 2 Proc. clin. ant. (durchtrennt); 3 Impressio trigemini; 4 Loch für den Durchtritt des N. abducens; 5 Clivus; III—VI = Hirnnerven (durchtrennt).

gen, um dann nach ventro-medial zu ziehen. Bevor sie den Proc. clin. ant. erreicht, wendet sie sich nach aufwärts und durchbricht die Dura.

Bei *Macacus cynomolgus I* (rechte Hälfte) und *Macacus cynomolgus II* ergibt sich folgender Befund: Die Carotis tritt bedeckt vom Trigeminus in die Schädelhöhle ein und zieht gerade gestreckt von lateral hinten nach medial vorne, um medial und dorsal vom Proc. clin. ant. nach medial und cerebral umzubiegen.

Bei dem Präparat einer frontalen Schnittserie eines *Macacus cynomolgus Foetus* von 140 mm St. Sch. L. findet sich eine von lateral hinten unten nach medial vorne oben verlaufende Carotis int., die medial vom Proc. clin. ant. eine kleine Knickung erfährt, bedingt durch das Aufwärtswenden des Gefäßes und Durchbrechen der Dura.

Cynocephalus niger (linke Hälfte): Medial vom Trigeminus in die Schädelhöhle eintretend zieht die Carotis von lateral hinten nach medial vorne oben. Basal vom Proc. clin. ant. biegt sie nach aufwärts und durchbricht dann die Dura.

Papio sphinx zeigt bezüglich des Eintrittes der Carotis int. in die Schädelhöhle rechts und links einen Unterschied. Auf der rechten Seite wird die Carotis bedeckt vom Trigeminus intracraniell und zieht in einem nach dorso-medial leicht konvexen Bogen von dorso-lateral nach ventro-medial; medial vom Proc. clin. ant., der hier sehr klein ist, biegt die Carotis nach aufwärts und durchbricht die Dura. Auf der linken Seite wird die Carotis am medialen Rande des Trigeminus intracraniell, zieht gerade gestreckt von lateral hinten nach medial vorne, um medial vom Proc. clin. ant. nach cerebral umzubiegen und die Dura zu durchbrechen.

Chaeropithecus spec. I (rechte Hälfte) und *Chaeropithecus II* (linke Hälfte). Bei beiden wird die Carotis am medialen Rande des Trigeminus intracraniell und zieht biegungslos von lateral hinten nach medial vorne. Basal vom Proc. clin. ant. biegt sie nach medial und cerebral um und durchbricht die Dura.

Cercopithecus spec. I (Abb. 6): Die A. carotis tritt sowohl rechts wie links am lateralen Rande des Trigeminus in die Schädelhöhle und zieht in einem schwachen, nach medial konvexen Bogen von lateral hinten nach medial vorne, um etwas hinter dem Proc. clin. ant. nach aufwärts umzubiegen und die Dura zu durchbrechen.

Cercopithecus spec. II (linke Hälfte): Die Carotis wird, bedeckt vom Trigeminus, intracraniell und zieht von lateral-dorsal-basal nach ventral-medial-cerebral, um sich medial und dorsal vom Proc. clin. ant. nach aufwärts zu biegen und die Dura zu durchbrechen. In ihrer gesamten Verlaufsstrecke liegt sie enge dem Knochen an.

Hominoidea: 1 *Symphalangus syndactylus*, 2 *Orang*, 1 *Gorilla*,
6 *Pan*.

Da wir bei den *Hominoidea* schon menschenähnliche Verhältnisse vorfinden, sollen die Befunde hier ausführlicher gebracht werden.

Symphalangus syndactylus (linke Hälfte): Die Carotis wird am medialen, vorderen Rande des fast sagittal verlaufenden Trigeminus intracraniell und zieht ascendierend, dem Knochen dicht anliegend, parallel der Sagittalen nach ventral. Basal vom Proc. clin. ant. kommt es zur Umbiegung nach medial und cerebral, so daß die Carotis medial vom Proc. clin. ant. die Dura durchbricht.

Pongo pygmaeus I (linke Hälfte): Die Carotis liegt sehr tief und tritt medial vom fast sagittal stehenden Ganglion semilunare in das Schädelinnere ein. Unmittelbar nach ihrem Eintritt biegt sie nach ventral um, dabei einen Winkel von 90° beschreibend. Sie zieht parallel zur Sagittalen nach ventral, um lateral vom Proc. clin. ant. nach medio-dorsal und cerebral umzubiegen. Die Duradurchbruchsstelle ließ sich nicht mehr bestimmen, da es sich bei dem vorliegenden Präparat um einen älteren Sagittalschnitt handelte, bei dem dieser Bereich verletzt war.

Pongo pygmaeus II (Abb. 7). Medial vom Ganglion des Trigeminus den Canalis caroticus verlassend, steigt rechte wie linke Carotis nach dorsal gerichtet auf, um sich unter dem Proc. clin. post. rechts in einem Bogen, links mit einem scharfen Knick, nach ventral zu

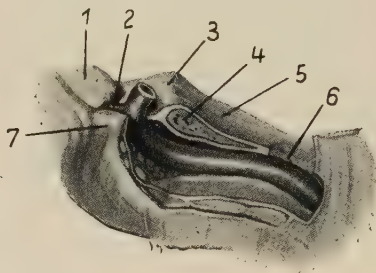


Abb. 6. *Cercopithecus spec. I*. A. carotis int. der linken Seite. Partielle Resektion des Clivus. 1 N. opticus; 2 A. ophthalmica; 3 Dorsum sellae; 4 Basis des Proc. clin. post.; 5 Clivus; 6 Impressio trigemini; 7 Proc. clin. ant.

wenden und parallel zur Sagittalen zu ziehen. Unterhalb des Proc. clin. ant. biegt sie nach medio-cerebral, um medial vom Proc. clin. ant. die Dura zu durchbrechen. Während ihres ganzen Verlaufes liegt die Carotis dem Knochen dicht an.

Pan I (Abb. 8, 9). Auf beiden Seiten sind die Proc. clin. ant. und post. untereinander durch eine Taenia interclinoidea verbunden. Die Fossa hypophyseos ist, bezogen auf die Gesamtform des Schädels, relativ groß. Auffallend ist der starke Unterschied im Verlauf der Carotis zwischen beiden Seiten.

Auf der rechten Seite betritt die Carotis von basal aufsteigend medial vom Trigeminus die Schädelhöhle, biegt nach vorne und etwas nach medial um und besitzt im Sinus cavernosus drei scharfe Biegungen (Abb. 8). Die erste nach vorne konvexe liegt nahe dem

Foramen rotundum, die zweite nach hinten oben, konvex basal vom Proc. clin. post., und erst die dritte Biegung entspricht der bei allen anderen Formen mehr oder weniger stark ausgebildeten Biegung

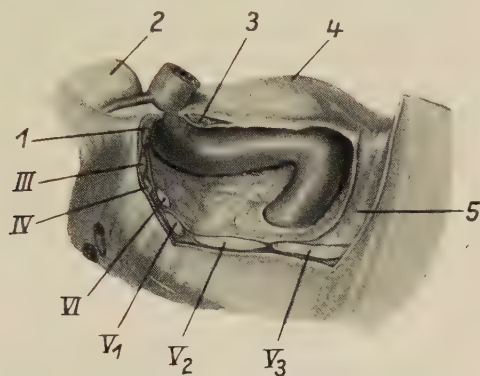


Abb. 7. *Pongo pygmaeus* II. A. carotis int. der linken Seite. Resektion der Taenia interclinoidea. 1 Proc. clin. ant.; 2 N. opticus; 3 Proc. clin. post.; 4 Dorsum sellae; 5 Impressio trigemini; III—VI = Hirnnerven (durchtrennt)

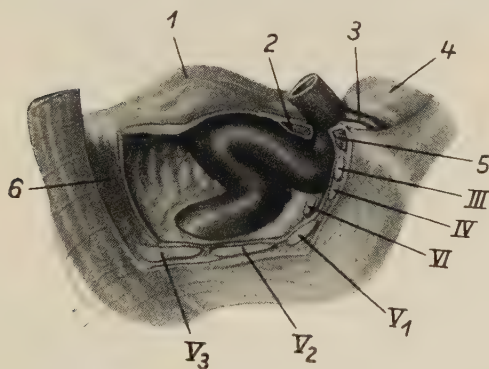


Abb. 8. *Pan I*. A. carotis int. von der rechten Seite. Resektion der Taenia interclinoidea. 1 Dorsum sellae; 2 Proc. clin. post.; 3 A. ophthalmica; 4 N. opticus; 5 Proc. clin. ant.; 6 Impressio trigemini; III—VI = Hirnnerven

latero-basal vom Proc. clin. ant. Die Carotis wendet sich nach medial und aufwärts, um medial vom Proc. clin. ant. die Dura zu durchbrechen.

Linke Seite (Abb. 9, verglichen mit Abb. 8): Die Carotis wird am medialen Rande des Trigemini intracraniell, zieht von latero-dorsal nach ventral, nahezu parallel zur Sagittalen und biegt nach

cerebral und medial um und durchbricht medial vom Proc. clin. ant. die Dura. Dabei beschreibt sie, direkt am Knochen liegend, eine nach cerebral konkave Biegung.

Pan II (linke Hälfte). Das Verhalten der A. carotis entspricht dem der Carotis bei *Pan I* auf der rechten Seite.

Pan III (linke Hälfte). Die A. carotis int. wird medial vom Trigeminus intracraniell und steigt nach medial und aufwärts. Basal und ventral vom Proc. clin. post. erfolgt die Biegung nach basal und ventro-lateral. In dieser Richtung zieht die Arterie, dem Knochen im Sulcus caroticus anliegend, bis lateral und basal vom Proc. clin. ant., wo eine neuerliche Biegung nach cerebral, dorsal und medial erfolgt und die Carotis am Hinterrande des Foramen opticum die Dura durchbricht.

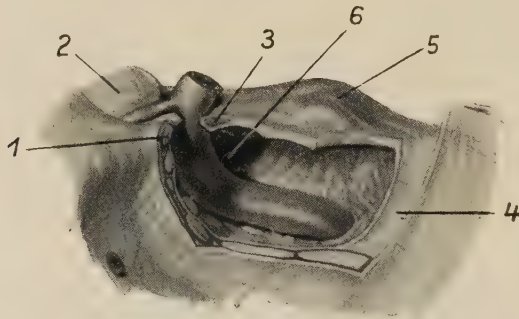


Abb. 9. *Pan I*, A. carotis int. von der linken Seite, Resektion der Taenia interclinoidea 1 Proc. clin. ant.; 2 N. opticus; 3 Proc. clin. post.; 4 Impressio trigemini; 5 Dorsum sellae; 6 Sinus intercavernosus ant.

Pan IV (linke Hälfte, Abb. 10). Medial vom Trigeminus betritt die Carotis das Schädelinnere. Sie ist zu einer aus der Sagittalen herausgedrehten Schleife gekrümmt, wobei die bei *Pan I* geschilderten Krümmungen wieder erkennbar sind, jedoch in der Richtung ihrer Konvexität verlagert sind. Sie zieht zuerst nach ventral, cerebral und medial, dabei direkt der Schädelbasis anliegend. In halber Distanz zwischen Proc. clin. ant. und post. biegt sie nach dorsal um, wobei sie von ihrer vierten intracranialen Strecke bedeckt wird. Das Gefäß zieht nun, dabei immer dem Knochen anliegend, nach dorsal unter dem Proc. clin. post. hindurch. Dorsal und unter ihm wendet sich die Arterie, immer in einem Sinus liegend, nun neuerlich nach ventral, dabei einen Halbkreis beschreibend. Sie wendet sich über dorsal nach ventral, steigt etwas auf und liegt direkt der Unter-

fläche des Proc. clin. post. an. Dieser abführende Schenkel (vierte Strecke) liegt also lateral vom zuführenden Schenkel, den er vollständig bedeckt. Die Arterie biegt nun wieder vor dem Proc. clin. post. liegend nach ventro-lateral und basal um und zieht in dieser Richtung, bis sie wieder die Schädelbasis berührt. Dann wendet sie sich lateral vom Proc. clin. ant. nach medial und cerebral, um schließlich medial vom Proc. clin. ant. die Dura zu durchbrechen.

Pan V. Rechte Seite: Medial vom Trigeminus intracraniell werdend, zieht die Carotis nach dorsal und cerebral, um dann seitlich vom Proc. clin. post. sich mit einer engen Schlinge nach vorne unten und lateral umzubiegen. Sie zieht nun in dieser Richtung nach basal

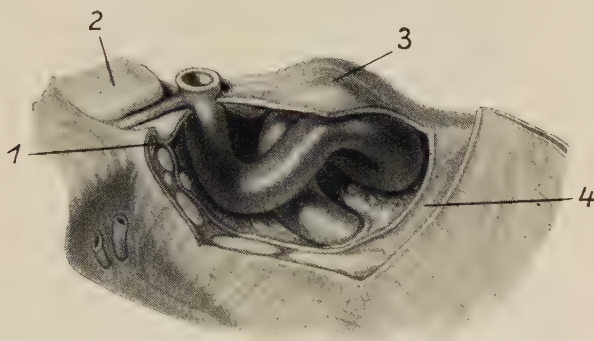


Abb. 10. *Pan IV.* A. carotis int. von der linken Seite.
1 Proc. clin. ant. (durchtrennt); 2 N. opticus; 3 Dorsum sellae; 4 Impressio trigemini

und lateral, liegt schließlich dem Knochen direkt an und wendet sich dann in einem nach basal konvexen Bogen nach cerebral und medial, wird dabei vom Proc. clin. ant. bedeckt und durchbricht dann medial von diesem die Dura. Linke Seite: Wie rechts wird die Carotis auch hier medial vom Trigeminus intracraniell, zieht dann ein kurzes Stück nach medial vorne, biegt anschließend nach latero-dorsal um, steigt seitlich vom Proc. clin. post. aufwärts, bis sie dessen Höhe erreicht, um sich dann nach vorne zu wenden. Ihr weiteres Verhalten entspricht dem der rechten Seite.

Pan VI. Medial vom Trigeminus intracraniell werdend, steigt sowohl rechte wie linke Carotis nach vorne und medial ziehend auf, um unterhalb und etwas vor dem Proc. clin. post. eine scharfe Biegung zu machen. Sie verläuft dann descendierend nach ventral und liegt dabei dicht dem Knochen an. Unterhalb des Proc. clin. ant. wendet sie sich nach aufwärts und ist dabei ganz wenig nach medial gerich-

tet, bis sie schließlich medial vom Proc. clin. ant. die Dura durchbricht.

Beim *Gorilla* (Abb. 11) finden wir beiderseits gleiches Verhalten. Die Carotis — medial vom Trigeminus intracraniell werdend — zieht nach aufwärts, um seitlich vom Proc. clin. post. eine Biegung von

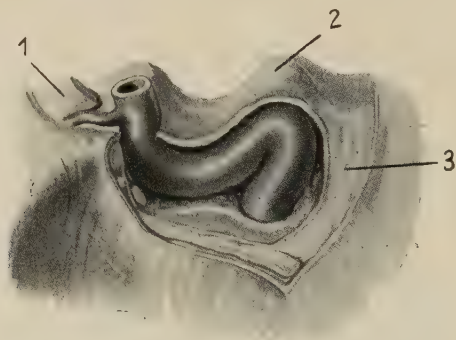


Abb. 11. *Gorilla*. A. carotis int. von der linken Seite.
1 N. opticus; 2 Dorsum sellae; 3 Impressio trigemini

etwa 180° zu beschreiben und dann nach ventro-basal weiter zu verlaufen. In der Mitte der Distanz zwischen Proc. clin. post. und ant. erfährt das Gefäß eine Verdrehung nach lateral, um dann seitlich und etwas hinter dem Proc. clin. ant. nach medial umzubiegen und medial von ihm die Dura zu durchbrechen.

Die knöcherne Grundlage der beschriebenen Region

Bevor wir uns mit einer Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse befassen, die am Feuchtpräparat gewonnen wurden, möchte ich noch näher auf die knöchernen Verhältnisse eingehen, die als Grundlage dienen, und dabei auch die menschlichen Verhältnisse beschreiben.

Betrachtet man die Schädelbasis beim Menschen, so findet man, wie schon eingangs erwähnt, einen deutlich ausgeprägten Sulcus caroticus, der an seinem Beginn lateral von der Lingula sphenoidalis begrenzt wird.

Die Lingula, ein „zungenförmig nach innen umgerolltes Blättchen“ (Henle), ist immer vorhanden, nur kann manchmal jegliche knöcherne Verbindung mit dem Sphenoid fehlen (Braus), so daß sie bei der Mazeration in Verlust gerät. Schon Sömmering beschreibt

ein völlig getrennt in der Dura liegendes Knochenstückchen an Stelle einer normal ausgebildeten Lingula. Die Lingula muß keine Beziehungen mit den Nachbarknochen haben, da sie ja aus einem eigenen Knochenkern entsteht, wie schon Graf Spee beschrieb und wie es auch Spalteholz abbildet.

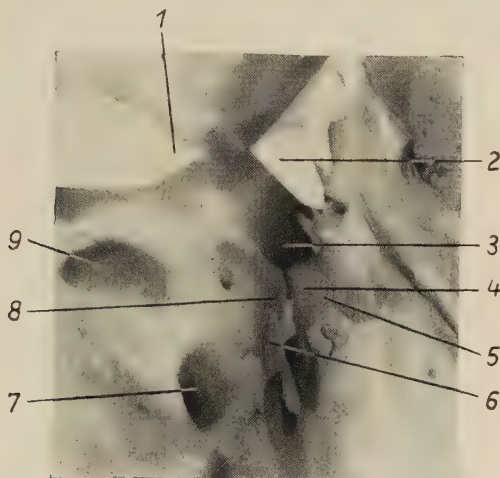


Abb. 12. Teilansicht einer menschlichen Schädelbasis mit deutlich ausgeprägter Apertura int. canal. carotici. Ansicht von links lateral und oben (Photographie). 1 Proc. clin. ant.; 2 Proc. clin. post.; 3 Sulcus caroticus ossis sphenoid.; 4 Fortsatz des Os petrosum; 5 Impressio trigemini; 6 Foramen lacerum; 7 Foramen ovale; 8 Lingula sphenoidalis; 9 Foramen rotundum

Die Apertura int. canalis carotici findet sich medial von der Impressio trigemini, wobei jedoch festzustellen ist, daß die cerebrale knöcherne Wand des Kanals in diesem Bereich meist mehr oder minder unvollständig ist. Jedoch findet sich die laterale Begrenzung der Apertura — die Stelle, wo Lingula sphenoidalis und ein ihr entsprechender Fortsatz am Os petrosum, die unter Umständen sogar miteinander verbunden sind (Abb. 12) — immer medial von der Impressio trigemini. Der vorhin genannte Fortsatz des Os petrosum ist mit großer Regelmäßigkeit vorhanden, zeigt jedoch hinsichtlich seiner Größe variable Ausbildung (Abb. 13). Zwischen ihm und der Lingula haben wir immer eine mehr oder minder breite bandartige Verbindung gefunden, die unabhängig ist von der Ausbildung der Fortsätze (Abb. 1).

Smith-Agreda (1955) beschreibt eine medial vom Proc. clin. ant. gelegene „Incisura carotica“, die durch die A. carotis int. be-

dingt ist. Schon Sömmering (1839) spricht von einer mondförmigen Einziehung medial vom Proc. clin. ant., ohne sie jedoch näher zu benennen. Ich konnte die beschriebene Incisura carotica an den zur Verfügung stehenden menschlichen Schädeln deutlich sehen. Bei den Simiae ist sie nur undeutlich ausgeprägt und nicht typisch.

Als Varietäten finden sich manchmal Knochenbrücken zwischen Proc. clin. ant. und post. Diese Knochenbrücken möchte ich in Anlehnung an Hochstetter (1942) als *Taeniae interclinoideae* bezeichnen. Hochstetter verwendet diese Bezeichnung bei Be-

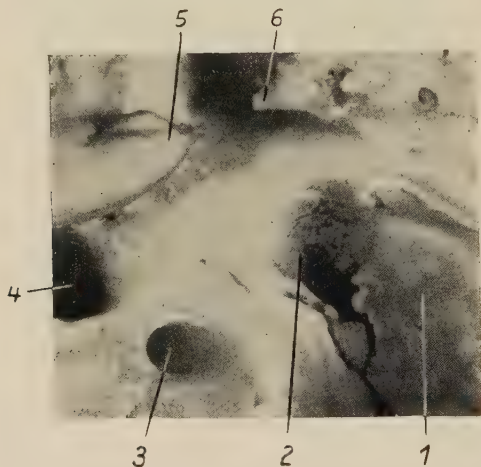


Abb. 13. Teilansicht einer menschlichen Schädelbasis mit undeutlich ausgeprägter Apertura int. canalis carotici und Lingula. Ansicht wie Abb. 12 (Photographie). 1 Impressio trigemini; 2 Sulcus caroticus; 3 Foramen ovale; 4 Fissura orbitalis inf.; 5 Proc. clin. ant.; 6 Proc. clin. post.

schreibung der Knochenbrücke bei den Primaten, und ich halte es durchaus für berechtigt, diese Nomenklatur auch beim Menschen anzuwenden. Ebenso können auch Knochenbrücken zwischen Proc. clin. ant. und med. (der medial vom Sulcus caroticus gelegen ist) auftreten, so daß der Duradurchbruch der Carotis knöchern umrandet erscheinen kann. Die dabei entstehende ringförmige Öffnung wurde von Hyrtl als Foramen caroticocloinoideum bezeichnet. Wenn auch selten, so läßt sich doch manchmal eine sog. „Abducensbrücke“ beim Menschen nachweisen (s. auch Voit, 1919, Wenger, 1920, und Schultze-Lubosch, Lehrbuch der topographischen Anatomie, 1935).

Ein knöcherner *Alouattaschädel* (Abb. 14) zeigt eine extrem gestreckte Schädelbasis. Die Apertura canalis carotici liegt im Bereich

der Impressio trigemini nahe dem medialen Rande. Deutlich ist ein tiefer Sulcus caroticus am Os petrosum zu sehen. Weiters zeigt sich eine nahtförmige Verbindung von Sphenoid und Temporale sowie ein nur am hinteren Rande des Corpus sphenoidis angedeuteter Sulcus caroticus, der weiter vorne vollständig verschwindet. Die Spitze des Os petrosum kommt auf dem Sphenoid zu liegen und begrenzt den Sulcus caroticus nach medial.

Bei verschiedenen Schädeln des Genus *Macacus* (Abb. 15) finden wir stark differierende Ergebnisse. Da die Subgenera der *Macacinae* besonders unterschiedlich sind, mir jedoch keine Schädel einer spe-

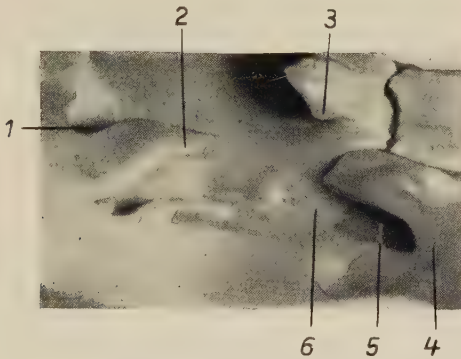


Abb. 14. *Alouatta*. Teilansicht der Schädelbasis von lateral oben; linke Seite (Photographie). 1 Canalis n. optici; 2 Proc. clin. ant.; 3 Proc. clin. post.; 4 Impressio trigemini; 5 Sulcus caroticus ossis petrosi; 6 Sulcus caroticus ossis sphenoidalis

ziellen Species zur Verfügung standen, kann ich nur einen allgemeinen Überblick geben. Die von mir zur Beschreibung verwendeten Schädel entstammen verschiedenen Subgenera, bei zweien handelte es sich um solche von *Rhesus*affen. — Einige Schädel zeigen eine deutlich erhobene Sella turcica, andere wieder eine ganz flache. Die Apertura int. liegt zwar in der Mehrzahl der Fälle medial von der Impressio trigemini, bei einigen jedoch auch lateral. Entsprechend der Lage der Apertur finden wir entweder einen kurzen oder langen Sulcus caroticus am Os petrosum, manchmal kann ein solcher auch fehlen. Die Apertura wird im letzten Fall lateral von einer hier vorhandenen Lingula sphenoidalis begrenzt, die dachziegelartig den Vorderteil des Petrosum bedeckt. Bei den anderen Tieren ist eine Lingula nicht mit Sicherheit zu erkennen bzw. fehlt sie (s. S. 242). Bei allen *Macacus*-Schädeln, die ich untersuchte, fand sich immer ein

ausgeprägter Sulcus caroticus am Keilbein, der jedoch manchmal bogenförmig, manchmal geradlinig nach vorne zu verstreicht.

Am knöchernen Schädel von *Papio cynocephalus* findet sich die Apertur medial von der Impressio, eine deutliche Lingula, ein tief ausgeprägter Sulcus caroticus sowie eine knöcherne Abducensbrücke. Sowohl bei diesem als auch bei den vorher erwähnten Schädeln finden wir in der cerebralen Wand des Canalis caroticus keinerlei Dehiszenzen. Dies ist besonders hervorzuheben im Gegensatz zum Menschen und verschiedenen Menschenaffen.

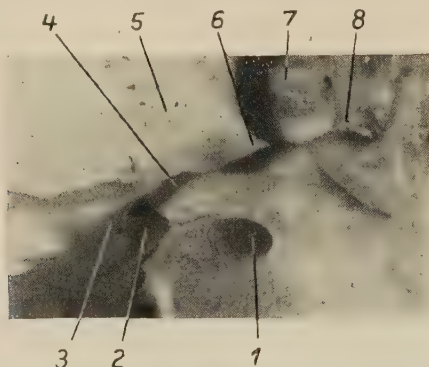


Abb. 15. *Macacus spec.* Ansicht der Schädelbasis von lateral oben; rechte Seite (Photographie). 1 Foramen rotundum; 2 Sulcus caroticus ossis petrosi; 3 Impressio trigemini; 4 Sulcus caroticus ossis sphenoidalis; 5 Clivus; 6 Proc. clin. post.; 7 Fossa hypophyseos; 8 Proc. clin. ant.

Bei *Symphalangus syndactylus* ist die medial von der Impressio gelegene Apertur an der Vorderseite der Pyramide zu finden.

Ein knöcherner *Pongo*-Schädel (Abb. 16) besitzt einen im Bereich der Impressio trigemini dehiszenten Canalis caroticus. Medial von der Impressio kommt es zwischen der Basis des großen Keilbeinflügels (bzw. dem Lingulabereich) und dem entsprechenden Fortsatz des Os petrosum zu einer nahtförmigen Verbindung und damit zu einer lateral knöchern begrenzten Öffnung des Canalis caroticus. Der Sulcus caroticus ist gegen die mittlere Schädelgrube deutlich, gegen die Sella weniger deutlich abgegrenzt. Bei anderen *Orang*-Schädeln fanden sich dieselben Verhältnisse. Nach Gegenbauer soll beim *Orang* immer eine Verschmelzung zwischen Proc. clin. ant., med. und post. vorhanden sein. Bei den von mir untersuchten Schädeln war eine knöcherne Verschmelzung niemals eingetreten, sondern die Spitzen beider Processus waren nahtförmig verbunden oder sie standen sich gegenüber, ohne sich zu berühren.

Nach Hochstetter (1942) soll die Knochenbrücke zwischen Proc. clin. ant. und post., die Taenia interclinoidea, beim *Orang* im Gegensatz zu den anderen Primaten geradezu die Regel sein. Bei 25 von ihm untersuchten Orangschädeln fand er sie 18mal beiderseits und 3mal auf einer Seite ausgebildet.

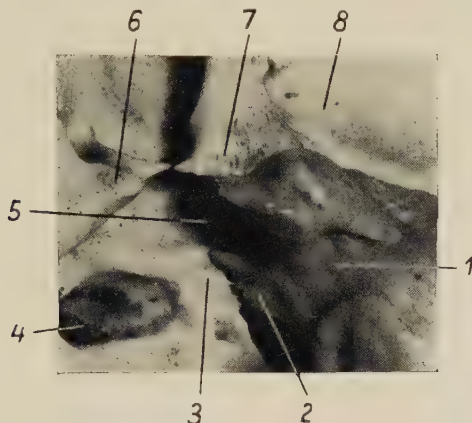


Abb. 16. *Pongo pygmaeus*. Teilansicht der Schädelbasis von links lateral (Photographie). 1 Impressio trigemini; 2 Fortsatz des Os petrosum; 3 Basis des großen Keilbeinflügels; 4 Canalis rotundus; 5 Sulcus caroticus; 6 Proc. clin. ant.; 7 Proc. clin. post.; 8 Clivus.

Beim *Schimpansen*-Schädel finden wir eine gut ausgebildete Lingula, einen deutlichen Sulcus caroticus sowie auch im übrigen völlig menschenähnliche Verhältnisse.

Beim *Gorilla* finden wir im Gegensatz zum *Pan* eine undeutlich ausgebildete Lingula und einen deutlichen Fortsatz des Os petrosum. Er zeigt menschenähnliches Verhalten.

Bei der Reihe der bei der Beschreibung als Grundlage dienenden, willkürlich ausgewählten knöchernen Schädel zeigt sich bei allen eine Knochenfurche am Keilbeinkörper, die zweifelsohne durch die Carotis hervorgerufen ist. Jedoch in nur sehr beschränktem Maße läßt sich aus dieser Knochenfurche auf den Verlauf der Carotis schließen, da, wie oben beschrieben wurde, die Carotis bei manchen Formen (besonders *Alouatta*, *Pan IV*) schlingenförmig lateralwärts ausbiegt und sich dabei vom Keilbeinkörper entfernt. Auffallend ist die unterschiedliche Lage der Apertura interna, wobei wir sie einmal (*Homo*, *Anthropoide* und teilweise auch *Macaceni*) medial, das andere Mal lateral von der Impressio (alle übrigen Primaten) vorfinden.

Beachtenswert ist auch, daß bei allen niederen Affen das horizontale Verlaufsstück des Canalis caroticus sehr kurz ist und die Carotis in einem gegen die mittlere Schädelgrube zu offenen Sulcus caroticus gelegen ist, so daß die A. carotis bereits lateral vom Trigeminus frei in der Schädelhöhle liegt.

Schließlich wäre noch die variable Ausbildung der Lingula (nur bei *Homo* und *Pan* regelmäßig vorhanden) zu erwähnen sowie die bei *Homo* und *Primaten* (hier im besonderen bei *Anthropoiden*) vorhandene Vorwölbung des Os petrosum, die mit der Lingula bzw. der Basis des großen Keilbeinflügels (*Orang*) nahtförmig verbunden bzw. sogar verschmolzen sein kann.

Die auch im vorhergehenden Abschnitt schon erwähnte Abducensbrücke und die Taenia interclinoidea können wir bei allen Affenarten finden, wobei sie bei diesen häufiger als beim Menschen gefunden wurden. Insbesondere die Taenia interclinoidea sah ich bei den *Anthropoiden* relativ häufig. Dabei erscheint es fraglich, ob es sich bei den verschiedenen Arten um eine Varietät handelt oder ob sie konstant vorkommen. E. Fischer (1903) beschreibt nach Hochstetter bei einem *Macacus cynomolgus*-Keimling von 25 mm St. Sch. L. bereits Taeniae interclinoideae. -- Nach Wenger (1920) soll die Abducensbrücke bei allen *Anthropoiden* die Regel sein. Wenger beschreibt sie bei den niedrigen altweltlichen Affen als häufig, bei den *Platyrrhinen* fast regelmäßig vorkommend, während sie bei den Halbaffen nur gelegentlich vorhanden sein soll. Hochstetter (1942) findet bei seinen Untersuchungen eine dem Durchtritt des N. abducens und dem Sinus petrosus inf. dienende Öffnung bei den *Pongoidea* nicht so häufig. Er gibt an, daß sie bei neun untersuchten *Gorilla* 5mal, bei 13 *Hylobates* nur 1mal und bei 17 *Orang*-Schädeln nur 7mal anzutreffen war. Da es sich dabei ausschließlich um ältere Tiere handelte, die eine sog. Abducensbrücke zeigten, bei allen jüngeren Tieren aber fehlte, dürfte sie nach Hochstetter durch eine sekundäre Duraverknöcherung entstanden sein.

Diese Untersuchungen an knöchernen Schädelbasen können die präparatorischen Befunde erhärten, aber nicht erklären.

Vergleich der gefundenen Ergebnisse und Schlußfolgerungen

Wenn wir die Untersuchungsergebnisse an den Feuchtpräparaten vergleichen, so müssen wir als erstes feststellen, daß bei allen von

uns untersuchten Primaten beiderseits nur je eine extracranialastlose Carotis int. vorhanden, daß keine Retebildung nachzuweisen ist und daß jegliche Art von Anastomosen fehlt. Dabei wollen wir von den Halbaffen absehen, die sich in beiden Punkten anders verhalten (s. auch Zuckerkandl, Hafferl, Ask-Upmark) und auch sonst wenig Ähnlichkeiten zeigen.

Bei einem Vergleich der gefundenen Tatsachen können wir uns auf drei Punkte beschränken, eben jene, die charakteristisch und dadurch miteinander vergleichbar sind. 1. der Eintritt in die Schädelhöhle, 2. der Verlauf im Sinus cavernosus und 3. der Durchbruch durch die Dura. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wollen wir den Verlauf der Carotis prinzipiell auf drei verschiedene Formen zurückführen, und zwar eine Carotisform, die keine Schlingenbildung aufweist, die also geradegestreckt verläuft bzw. einen leichten Bogen beschreibt, zweitens eine der häufigsten menschlichen entsprechende Form mit Biegungen und drittens eine Schlingenbildung (s. hierzu Tabelle).

Bei dieser Tabelle finden wir eine medial vom Trigeminus intracraniell werdende Carotis, bei den *Anthropoiden* sowie bei *Macacus rhesus I*, *Cynocephalus niger*, *Papio sphinx*, *Chaeropithecus I* und *II* und *Macacus silenus I*. Alle anderen Tiere zeigen einen unterhalb bzw. lateral vom Trigeminus gelegenen Eintritt. Diese Befunde entsprechen unseren Knochenuntersuchungen, soweit wir sie vornehmen konnten.

Bezüglich des Verlaufes erscheint das Verhalten bei *Alouatta* besonders auffallend, da er beiderseits eine Schlingenbildung aufweist, die weit über das Maß der beim Menschen vorhandenen Biegungen hinausgeht. Das gleiche gilt auch für *Pan IV*, der eine ähnliche Ausbildung zeigt; leider war hier nur mehr eine Seite vorhanden.

Die bei *Alouatta* gefundene Schlingenbildung, die auch schon beim Embryo vorhanden ist, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägt, liegt auf einer extrem gestreckten Schädelbasis (Hofer, 1952/53, Kummer, 1953). Diese Tatsache spricht gegen die Annahme einer durch eine Stauchung der Basis bedingten Schlängelung der Carotis, wie man es bei anderen Tieren und beim Menschen vermuten könnte. Am gleichen Objekt kann man erkennen, daß die Form des Sulcus caroticus, wie schon früher erwähnt (*Alouatta*, *Pan IV*), nicht immer Aufschluß über den Verlauf der Carotis gibt. Dies erscheint auch verständlich, wenn man bedenkt, daß eine geradlinig verlaufende,

direkt dem Knochen anliegende Arterie auf diesen einen größeren Druck ausüben wird als eine geschlängelte, die nicht in allen Strecken direkt dem Knochen anliegt, wie es ja z. B. bei *Alouatta* der Fall ist.

	EINTRITT in die Schädelhöhle			VERLAUF im Sinus cavernosus			DURCHBRUCH durch die Dura	
	MEDIAL	UNTER	LATERAL	GERADE	MIT	MIT	MEDIAL	HINTER
	der Impressio	trigemini			BIEGUN	SCHLIN-	d. Proc. clin. ant.	
	RE:LI	RE:LI	RE:LI	RE:LI	RE:LI	RE:LI	RE:LI	RE:LI
<i>Callithrix</i>		••		••				
<i>Alouatta</i>		••				••	••	••
<i>Cebus I</i>		••	••	••			••	••
<i>Cebus II</i>		••	••	••			••	••
<i>Ateles I</i>			••	••			••	••
<i>Ateles II</i>			••	••			••	••
<i>Ateles III</i>			••	••			••	••
<i>Macacus spec.</i>		••		••			••	••
<i>Macacus rhesus I</i>		••		••			••	••
<i>Macacus rhesus II</i>	••			••			••	••
<i>Macacus silenus I</i>	••			••			••	••
<i>Macacus silenus II</i>	••	••		••			••	••
<i>Cynomolgus I</i>		••		••			••	••
<i>Cynomolgus II</i>		••		••			••	••
<i>Cynocephalus niger</i>	••			••				••
<i>Papio</i>	••	••		••			••	••
<i>Chaeropithecus I</i>	••			••			••	••
<i>Chaeropithecus II</i>	••			••			••	••
<i>Cercopithecus I</i>			••	••				••
<i>Cercopithecus II</i>		••		••			••	••
<i>Symphalangus</i>	••			••			••	••
<i>Orang I</i>	••				••		••	••
<i>Orang II</i>	••				••		••	••
<i>Gorilla</i>	••				••		••	••
<i>Pan I</i>	••	••		••	••		••	••
<i>Pan II</i>	••	••		••	••		••	••
<i>Pan III</i>	••	••		••	••		••	••
<i>Pan IV</i>	••	••		••	••	••	••	••
<i>Pan V</i>	••	••		••	••	••	••	••
<i>Pan VI</i>	••	••		••	••	••	••	••
<i>Homo, Erwachsener</i>	••				••		••	••

⊙ = Knickung

Warum wir einmal einen medial, das andere Mal einen lateral vom Trigeminus gelegenen Eintritt in das Schädelinnere vorfinden, zeigt sich recht deutlich am knöchernen Schädel. Findet sich ein Sulcus caroticus ossis petrosi, dann fehlt eine Lingula, und der Übergang in den Sulcus caroticus ossis sphenoidalis ist nur an der Naht zwischen Petrosum und Sphenoid erkennbar. Die Carotis wird also hier schon lateral von der Impressio trigemini im Sulcus intracraniell. Die Apertura interna canalis carotici liegt nicht an der Spitze der Pyramide, sondern auf der cerebralen Fläche des Os petrosum. Bei allen *Homo* ähnlichen Tieren, den *Anthropoiden* insbesondere, wo wir die

Apertura interna an der Spitze des Os petrosum finden und der Sulcus am Os petrosum zum Kanal geworden ist, wird die Carotis medial vom Trigeminus in die Schädelhöhle eintreten. Sie zeigt dann in ihrem Verlaufe auch immer ein menschenähnliches Verhalten, d. h. wir finden mehr oder minder stark ausgeprägte Biegungen.

Wir finden also eine deutliche Trennung der *Hominioidea* von den übrigen Affen durch die bei den ersteren vorhandenen Biegungen. Auch der Verlauf der Carotis im Sinus cavernosus ist zu beachten. Haben wir bei allen niederen Affen im allgemeinen einen schrägen Verlauf von dorso-lateral nach ventro-medial, so zeigt sich bereits bei *Symphalangus* eine nahezu parallel zur Sagittalen eingestellte Carotis, die zwar noch keine deutlichen Biegungen aufweist, aber sich doch schon in ihrer ganzen Lage der menschlichen nähert. Dieser Verlauf zur Sagittalen wird sowohl vom *Schimpanse* als auch vom *Orang* und *Gorilla* eingehalten.

Was die Duradurchbruchsstelle betrifft, so wird es sich bei der hinter dem Proc. clin. ant. statt medial davon austretenden Arterie (s. Tabelle) nur um ganz geringfügige spezifische Verschiedenheiten handeln, die nur aus Genauigkeitsgründen angeführt werden sollen.

Wichtig erscheint mir noch die Tatsache, daß linke und rechte Carotis nicht immer spiegelbildlich ausgebildet sind, daß also nicht immer ein starres Entwicklungsschema eingehalten wird, sondern hier wohl auch andere Momente eine Rolle spielen dürften, über die wir nichts Näheres wissen. Dieses läßt sich besonders auffällig bei *Pan I* erkennen, der linkerseits eine geradlinig verlaufende Carotis besitzt, rechterseits eine stark geschlängelte. Möglicherweise liegt die Verschiedenheit dieser Carotisstrecke in der Verschiedenheit der Hemisphären begründet.

Der Mensch soll in den Carotisbiegungen einen dem Großhirn vorgeschalteten Schutzmechanismus vor plötzlich auftretenden Blutwellen besitzen (Rauber-Kopsch, Spatz, Doerfler, Zucha-Dei Poli, Fischer). Jedoch wurde schon von Rüdinger (1888) der erste Zweifel an dieser Anschauung geäußert. Fuchs (1922) untersuchte und studierte, angeregt durch die Arbeit Rüdingers, den Druckabfall in der Carotis interna. Dabei verwendete er, zwar weit vom Physiologischen abweichend, als Ersatz der Carotis bei den Versuchen Gummischläuche und Wasser. Trotzdem sind seine errechneten Werte als Vergleichswerte immerhin von einiger Bedeutung. So sind seine gemessenen Unterschiede des Druckabfalles bei gekrümmtem, in die knöcherne Schädelbasis eingeführtem und der

Form der Carotisbiegungen nachgeformtem Schlauch und einem bieguungslosen Schlauch so geringfügig, daß sie kaum in Betracht kommen.¹ Jedenfalls zeigt er damit, daß die Biegungen der Carotis keinen nennbaren Einfluß auf eine Druckminderung haben und daher in diesem Sinne bedeutungslos sind.

Meine rein anatomischen Befunde an den Primaten zeigen nun, daß diese Carotisbiegungen bei einem großen Teil fehlen, ja daß sie sogar beim Menschen fehlen können, wie ich sehen konnte². Nicht nur, daß den meisten Primaten Biegungen in der Carotisstrecke im Bereich des Sinus cavernosus fehlen, findet sich bei ihnen auch kein wie immer geartetes Rete oder sonstige Behelfe (z. B. A. intercarotica), die mechanisch regulierend auf die Blutwellen wirken könnten. Außer beim Menschen finden wir nur bei den *Anthropoiden* und *Alouatta*, der sogar noch eine stärkere Schlingenbildung aufweist, solche Carotisbiegungen. Jedoch können auch, wie schon erwähnt, sowohl beim Menschen als auch bei den *Anthropoiden* (*Pan I li*) diese Biegungen fehlen. Damit aber ergibt sich, daß die Bedeutung und Ursache der Biegungen bzw. Schlingenbildungen eine andere sein dürfte, soweit man es aus den vergleichend-anatomischen Befunden sagen kann.

Zusammenfassung

Bei Untersuchung von 32 Präparaten verschiedener Gattungen von Primaten bezüglich des Verhaltens der Carotis int. im Sinus cavernosus zeigen nur die *Anthropoiden* dem Menschen ähnliche Biegungen. Bei *Alouatta* findet sich eine echte Schlingenbildung. Alle übrigen tierischen Primaten weisen eine gestreckt verlaufende oder manchmal eine einen leichten nach medial konvexen Bogen

¹ Die Werte, die Fuchs bei seinen Versuchen angibt, sind folgende: Bei gleichen Bedingungen (Druckhöhe, Strömung usw.) soll eine Druckabfalldifferenz zwischen gerade gestrecktem Schlauch und gebogenem Schlauch von 3,1 mm Hg bestehen. Dabei beträgt die Druckhöhe im Manometer vor den Krümmungen 21,69 mm Hg, Druckabfall 14,6 mm Hg; bei gerade gestrecktem Schlauch bei gleichem Ausgangsdruck ein Druckabfall von 11,5 mm Hg. Damit eine Differenz von 3,1 mm Hg. Dieselben Versuche wurden von Fuchs bei verschiedenen Druckhöhen unternommen, jedoch gibt er immer nur geringfügige Werte an. Fuchs sagt daher, daß er auf Grund seiner Versuche die Carotiskrümmungen nicht für bedeutungsvoll als Schutzmechanismen hält.

² Spatz hält dies nach seinen Erfahrungen für einen sehr seltenen Ausnahmefall.

besitzende Carotis int. auf.¹ Eine entsprechende Ersatzbildung (im Sinne eines Rete oder einer Anastomose) für die beim Menschen vorhandenen Biegungen konnte in keinem Fall gefunden werden. Eine Reihe knöcherner Schädel verschiedener Primatengattungen wurden ebenfalls untersucht, um festzustellen, ob zwischen Knochenausbildung und Gefäßverlauf ein besonderer Zusammenhang besteht. Es konnte jedoch keine Ursache für das Vorhandensein oder Fehlen von Biegungen bzw. Schlingen der Carotis int. gefunden werden. Die erhobenen Befunde werfen erneut die Frage auf, ob der Sinus-cavernosus-Strecke der Carotis int. („Carotissiphon“) beim Menschen die funktionelle Bedeutung zukommt, die man ihr manchmal zuschreibt, d. h. ob durch die Carotisbiegungen auf mechanischem Wege eine Druckminderung zustande kommen kann. Eine Beantwortung dieser Frage dürfte nur auf experimentellem Wege erbracht werden können.

Literaturverzeichnis

Ask-Upmark, E.: On the entrance of the carotid artery into the cranial cavity in *Stenops gracilis* and *Otolicnus crassicaudatus*. Acta anatomica 19/1 (1953) 103. — Braus-Elze: Anatomie des Menschen 1; 3. Auflage, Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1954). — Brocher, J. E. W.: Zirkumskripte kongenitale Intimahyperplasie in der Arteria carotis interna und ihre Beziehung zur Arteriosklerose. Zsch. f. Kreislaufforschung XXV/Heft 10 (1933) 344. — Daniel, P. M., Dawes, J. D. K., und Prichard, M. L.: Studies of the carotid Rete and its associated arteries. Philosoph. Transactions of the Royal society of London S. B. Nr. 645/Vol. 237 (1953) pp. 173—208. — Dei Poli, G., und Zucha, J.: Beiträge zur Kenntnis der Anomalien und der Erkrankungen der A. carotis int. Zentralbl. f. Neurochirurgie 5/6 (1940) pp. 209 bis 238. — Doerfler, J.: Ein Beitrag zur Frage der Lokalisation der Arteriosklerose der Gehirngefäße mit besonderer Berücksichtigung der A. carotis int. Archiv f. Psych. u. Nervenkrankh. 103 (1935) pp. 180—190. — Ellenberger, W., und Baum, H.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 16. Auflage, Springer, Berlin (1926). — Fiedler, W.: System der Primaten. In: „Primatologie“ 1. Herausgegeben von Hofer, H., Schultz, A. H., Starck, D. Basel (1956). — Fischer, H.: Verlauf und Form der Hirnarterien und ihre funktionelle Bedeutung. Anat. Anz. Ergänz.-Bd. 100 S. 355. — Franck, L.: Handbuch der Anatomie der Haustiere II, 3. Auflage, Stuttgart (1894). — Fuchs, E.: Die Krümmungen der A. carotis int. im Canalis caroticus und im Sinus cavernosus. Anat. Anz. 59 (1925) pp. 279 bis 286. — Hafferl, A.: Das Arteriensystem. Im Handbuch der vergl. Anatomie

¹ Nach Spatz können die Verhältnisse hier etwa mit denen verglichen werden, wie sie beim menschlichen Fötus und Neugeborenen beschrieben werden.

der Wirbeltiere 4 (1933) 563. — Henle, J.: Handbuch (der Knochenlehre) des Menschen der syst. Anatomie 1/1 (1871). — Hochstetter, F.: Über die harte Hirnhaut und ihre Fortsätze bei den Säugetieren. Denkschr. d. Akademie d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Klasse **106** (1942). — Hofer, H.: Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (Lemuroidea). Zeitschr. f. wiss. Zoologie **157** (1953) pp. 220–284. — Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. Verh. Anat. Ges., Marburg (1952). — Hofmann: Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- u. Rückenmarkarterien der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. **2** (1900). — Hyrtl, J.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 18. Auflage, Braumüller Wien (1885) 284. — Kummer, B.: Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. **43** (1952) pp. 331–360. — Ledenyi, J.: Arterielle Anastomosen zwischen A. carotis communis und A. vertebralis bei der Katze. Anat. Anz. **72** (1931) 304. — Mifka, P.: Über die Angiographie bei cerebralen Insulten. Fortsch. a. d. Gebiet d. Röntgenstr. vereinigt m. d. Röntgenpraxis **78** (1953). — Moniz, E.: Die cerebrale Arteriographie und Phlebographie. Berlin, Springer (1940). — Rauber-Kopsch: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen, 2, 16. Auflage, Thieme, Leipzig (1941). — Ruedi, M.: Topographie, Bau und Funktion der A. carotis int. des Pferdes. Inaugural. Diss. Zürich (1922). — Rüdinger, N.: Über Hirnslagadern und ihre Einschließung in Knochenkanälen. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. (1888) 97. — Schöppler, H.: Über die feinere Struktur der Hirnarterien einiger Säugetiere. Anat. Hefte **15/48** (1900) pp. 269–299. — Schultze-Lubosch: Lehrbuch der topographischen Anatomie. 4. Auflage, München (1935). — Smith-Agreda, V.: Über die Verteilung der Impressiones gyrorum an der Innenseite des Gehirnschädels des Menschen. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilkunde **173** (1955) pp. 37–68. — Sobotta: Deskriptive Anatomie 4, 6. Auflage U + S, Berlin-München (1928) 601. — Sömmering, S.: Lehre von den Knochen und Bändern des menschlichen Körpers **2/47**, Leipzig, Voß (1839). — Spatz, H.: Anomalien und Erkrankungen der Carotis int. Zbl. f. d. ges. Neurol. u. Psych. **103** (1943) 38. — Spatz, H.: Diskussionsbemerkung zu Fischer, H.: Verlauf und Form der Hirnarterien und ihre funktionelle Bedeutung. Anat. Anz. Ergänz. **100** (1954) 361. — Spee, F. G. v.: „Kopf“, im Handbuch der Anatomie des Menschen; Skelettlehre. — Tandler, J.: Denkschrift d. Akademie d. Wiss. Wien **67** (1898) 677. — Tandler, J.: Anatomische Hefte **18** (1902). — Toldt-Hochstetter: Atlas der systematischen Anatomie **2**, 20. Auflage, U + S, Wien (1947). — Voit, M.: Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelwand. Anat. Anz. **52** (1919) 36. — Wenger, R.: Das Ligamentum sphenopetrosum Gruber = Abducensbrücke. Anat. Anz. **53** (1920) 161. — Zietzschmann, O.: Die A. carotis interna des Pferdes und die Frage der Regulation ihrer pulsatorischen Schwankungen. Schweizer Archiv f. Tierheilkunde **64**, Heft 11 (1922). Zuckerkandl, E.: Zur Anatomie von *Chiromys madagascarensis*, Wien (1899).

Dr. Werner Platzer, Wien IX, Währinger Straße 13
Anatomisches Institut

Aus dem Anthropologischen Institut der Universität Zürich

Das Kiefergelenk der Primaten

seine Altersveränderungen und Spezialisierungen in Gestaltung und Lage

Von

J. Biegert, Zürich

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. September 1955)

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung	249
B. Material und Untersuchungsmethode	255
C. Ergebnisse:	
I. Die recenten Hominoidea	264
II. Die Regio temporo-mandibularis der fossilen Hominoidea	325
III. Die niederen Ostaffen	346
IV. Die Westaffen	358
V. Die Halbaffen	366
D. Zusammenfassung und Charakterisierung des Kiefergelenkes der Primaten	387
E. Literaturverzeichnis	400

A Einleitung

Die Formation der Kiefergelenkgegend (Regio temporo-mandibularis) der Säuger ist gekennzeichnet durch die enge Nachbarschaft des stato-akustischen Apparates und der Gelenkpfanne des Kiefergelenkes, die je nach den räumlichen Verhältnissen, je nach den ihnen eigenen Entwicklungstendenzen und je nach der Ausbildung des ZNS und den mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates eine entsprechende Gestaltung erfährt.

Innerhalb der Ordnung der **Primaten** ist die eigentliche, im Bereich der lateralen Schädelbasis gelegene Gelenkpfanne des Kiefergelenkes eine ausschließliche Bildung der Pars squamosa (Pars glenoidea, van Bemmelen). Auch die funktionell wichtigen Begrenzungen für den Gelenkkopf des Unterkiefers: der Processus articularis posterior nach hinten und die Pars entoglenoidea nach innen, werden von ihr geliefert. Als morphologische Begrenzungen können sich aber (mit Ausnahme der Pars mastoidea, die jedoch nur begrifflich von der Pars petrosa zu trennen ist) auch die übrigen Elemente des Os temporale beteiligen. Bei den Halbaffen liegt die relativ sehr große Bulla ossea unmittelbar neben dem Kiefergelenk und wird hier zu einer morphologisch kennzeichnenden medialen Begrenzung. Bei einigen Gattungen wölbt sich die Pars entoglenoidea an ihrer lateral-ventralen Wand empor und verwächst mit ihr. Eine tubulusähnliche Ausstülpung der Bulla ossea wird bei den Tupaiiformes vom Entotympanicum entwickelt und verschmilzt hier mit dem Processus articularis posterior des Kiefergelenkes. Das Tympanicum liegt bei erwachsenen Tupaiiformes und Lemuriformes als schmaler Ring innerhalb der Bulla ossea und hat daher bei diesen Gattungen keinerlei Beziehungen zur Articulatio temporo-mandibularis.

Bei den Lorisiformes und Tarsiiformes ist die mehr oder weniger stark geblähte Paukenblase der Gelenkfläche nur noch medial benachbart. Nach hinten zeigt hier ein wechselnd langer tympanaler Gehörgang enge Beziehungen zum Processus articularis posterior.

Bei den platyrrhinen und catarrhinen Primaten schließlich beteiligt sich die Pars tympanica auch an der Formation der Paukenblase, wodurch das Kiefergelenk seine unmittelbare Nachbarschaft zur Pars petrosa verliert¹. Bei allen Simiae wird daher das Bild der Gelenkpfanne von Pars squamosa und Pars tympanica bestimmt. Der wesentliche Unterschied zwischen platyrrhinen und catarrhinen Primaten besteht in der verschiedenen Länge des Meatus acusticus externus osseus, der bei den Westaffen höchstens bis zum Processus articularis posterior reicht oder meist auch ganz fehlt.

Es muß erwähnt werden, daß der vielfach bei den Primaten äußerlich sichtbare Gehörgang, nämlich der mehr zylindrische Teil, der sich an die Bulla ossea nach außen anschließt, nicht den ganzen Gehörgang umfaßt. Der Übergang des Recessus meatus in die Bulla ist in der Regel aber derart un-

¹ Das lippenartig zwischen Squamosum und Tympanicum eingeschobene Tegmen tympani kann hier außer acht bleiben.

deutlich, daß hier eine scharfe Grenze nicht zu ziehen ist, während sich eine solche zwischen dem tubulusähnlichen lateralen Anteil und dem Recessus meatus abzeichnet. Wenn daher im folgenden von einem Gehörgang gesprochen wird, so ist damit der zylindrische Teil gemeint, der bei der großen Mehrzahl der Primaten von der Pars tympanica gebildet wird und von der Superficies meatus ossis squamosae sein Dach erhält (s. van Kampen, 1905, v. d. Klaauw, 1931).

Grundsätzlich gesehen ist der Gehörgang innerhalb der Primatenreihe kein konstantes Glied der *Articulatio temporo-mandibularis*. Auch wenn ein solcher ausgebildet ist, braucht er nicht als medial-hintere Begrenzung der Gelenkpfanne in Erscheinung zu treten. Seine Stellung zum Gelenk ist nämlich auch weitgehend vom Lageverhalten der Schädelbasis abhängig, die wiederum beträchtliche Veränderungen im Verlauf der Ontogenie, in direktem Zusammenhang mit der Entwicklung von Neuro- und Splanchnocranium erfährt. Da aber gerade das Verhalten von Gehörgang und Pars glenoidea ontogenetisch und phylogenetisch kennzeichnend ist und weil in der Literatur der Ausbildung einer flacheren oder tieferen „Gelenkgrube“, die wesentlich an die Ausbildung und Stellung des Gehörganges geknüpft ist, besondere Beachtung geschenkt wurde, müssen wir hierauf immer wieder zurückkommen.

Sehen wir von einigen wenigen Gattungen ab, die entweder ein einfacheres (*Tupaiaidae*) oder ein gänzlich anders geartetes morphologisches Bild zeigen (*Daubentonias*), so können wir am Kiefergelenk der erwachsenen Primaten folgende Merkmale feststellen: Die Gelenkpfanne ist immer wesentlich größer als der Gelenkkopf (dies gilt auch für *Daubentonias*). Letzterer ist typusmäßig als quer-gestellte Walze ausgebildet, die, unter Zwischenlagerung eines *Discus articularis*, ausgesprochen große Exkursionsmöglichkeiten in oral-aboraler Richtung besitzt. Diese Tatsache gilt als ein erster Hinweis, daß Öffnungs- und Schließbewegungen, im Sinne reiner Scharnierbewegungen nicht zu erwarten sind, daß vielmehr propal-
linale und transversale Exkursionen der Mandibula hinzutreten, wobei in Ausmaß und Kombination bei den einzelnen Gattungen charakteristische Unterschiede, allerdings mehr quantitativer Natur, bestehen.

Die Gelenkfläche an der Basis läßt bei diesen Primaten morphologisch eine in sagittaler Richtung unterteilte Formation erkennen. Dabei ist in der Regel der orale Abschnitt, die *Facies präglenoidalis*, flächenmäßig größer als die dahinter gelegene gruben- oder rinnenförmige *Fossa glenoidalis*.

Zum Verständnis der Morphologie und zur Definition der Begriffe ist es angebracht, schon hier kurz auf die ontogenetische Entwicklung der Gelenkpfanne einzugehen: Um die Geburt findet man bei allen Primaten eine sehr seichte Vertiefung auf der erst wenig ausgebildeten Jochbogenwurzel, die in sagittaler Richtung flach konkav erscheint und hinten von einem *Processus articularis posterior* begrenzt wird. Mit dem Durchbruch der Milchzähne entwickelt sich im oralen Anteil dieser flachen Pfanne eine wulst-ähnliche *Eminentia articularis*, die im allgemeinen mit der zunehmenden Vervollständigung des Gebisses an Fläche und Höhe gegenüber der zuerst vorhandenen *Fossa glenoidalis* gewinnt.

Vergleichend-anatomisch ist die bei Erwachsenen vorzufindende *Fossa glenoidalis* mit der seichten Eintiefung auf der Jochbogenwurzel der frühontogenetischen Stadien zu vergleichen, an die sich bei allen Simiae und einem Teil der Prosimiae als ontogenetisch neu auftretende Bildung eine konvex gewölbte *Eminentia articularis* nach vorne anschließt. Die in der menschlichen Anatomie der *Eminentia articularis* (s. *Tuberculum articulare*, s. *Tuber articulare*) begrifflich gegenübergestellte *Fossa glenoidalis*, entspricht vergleichend-anatomisch den rinnen-, ja teilweise sattelförmigen Bildungen anderer Primaten. Sie erhält ihre besondere Form beim recenten Menschen in erster Linie durch die sonderheitliche Entwicklung, Haltung und Stellung des Tympanicum, im Zusammenhang mit der ontogenetischen Spezialisierung des Neurocraniums.

Die bei der Mehrzahl der Primaten ontogenetisch neu auftretende *Eminentia articularis* ist in allen Fällen als eine Bewegungsbahn für die Unterkiefercondylen anzusehen und daher den jeweiligen funktionellen Gegebenheiten des Kauapparates angepaßt.

Demgegenüber ist der *Processus präglenoidalis* mancher Carnivoren sowohl morphologisch wie funktionell eine echte vordere Begrenzung des Gelenkkopfes und nicht mit der *Eminentia articularis* der Primaten (und anderer Säuger wie z. B. Schwein, Pferd usw.) zu vergleichen.

Daraus ergibt sich, daß die **Definition der Begriffe** einmal die Morphologie an sich, zum anderen ihren funktionellen Gehalt berücksichtigen muß, weil verschiedene morphologische Bildungen einander funktionell entsprechen können und umgekehrt.

Wir verstehen unter einer *Fossa glenoidalis* eine in sagittaler Richtung im Bereich der Gelenkpfanne vorhandene, dorsal konkave Vertiefung, die sich oral des *Processus articularis posterior* findet

(s. Abb. 1). Bei Ansicht der Schädelbasis dem Beschauer zugekehrt ist es dabei gleichgültig, ob dieser Teil gruben-, rinnen-, oder sattelförmig erscheint. Aus Gründen der ontogenetischen Entwicklung ist man berechtigt diese Bildungen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

Eine „Gelenkgrube“, wie man sie in bes. Tiefe beim erwachsenen Menschen findet, ist ein rein morphologischer Begriff, der an mehrere Bedingungen geknüpft ist und ausschließlich deskriptiven Wert besitzt. Von einer „Gelenkgrube“ sprechen wir dann, wenn im Bereich der Gelenkpfanne eine Vertiefung in sagittal-vertikaler Richtung auftritt, die hinten, neben dem *Processus articularis posterior*, auch vom Gehörgang und vorne von einer *Eminentia articularis* begrenzt wird. Ihre jeweilige Tiefe ist in erster Linie von der Gesamthaltung der *Pars glenoidea* (*Pars squamosa*) zu der des Gehörganges (*Pars tympanica*) in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung abhängig, außerdem aber auch von der speziellen Ausbildung des Gehörganges und der *Eminentia articularis* bedingt. Ihr Zustandekommen ist somit an eine Reihe von Entwicklungstendenzen gebunden, von denen die Kaufunktion nur eine repräsentiert.

Die *Eminentia articularis* nimmt immer den vorderen Abschnitt der Gelenkpfanne ein. Sie entwickelt sich grundsätzlich erst mit dem Auftreten der Bezaahnung und stellt eine gegenüber der Kauflächenebene (s. Abb. 1, p_{KE}) ventral-oral ansteigende schiefe Ebene dar, die dem *Condylus* für alle Exkursionen in sagittaler Richtung dient. Ihre Länge und ihre Stellung sind von großer kaufunktioneller Bedeutung, während die Form (ob wulst- oder planumähnlich) grundsätzlich weniger wichtig erscheint.

Die Kombination einer *Fossa glenoidalis* mit einer *Eminentia articularis* bildet die für die Mehrzahl der Primaten gültige Form der Gelenkpfanne im Erwachsenenalter. Gattungsmäßige Unterschiede findet man vor allem in den absoluten Dimensionen, sowie im Verhalten der beiden Abschnitte zueinander.

Von den echten, das heißt die Gelenkfläche an der Basis sowohl funktionell wie auch morphologisch begrenzenden, knöchernen Bildungen ist der *Processus articularis posterior* (*Proc. art. post.*) bei den Primaten die konstanteste. Dieser von der Jochbogenwurzel gelieferte Knochenpfiler (*Proc. postglenoidalis*, *Proc. retrofoveolaris*, *Conus articularis*) ist, mit der Ausnahme von *Daubentonia*, bei

allen übrigen Gattungen vorhanden¹. In Größe, Höhe und Stellung zeigen sich deutlich individuelle und gattungsmäßige Unterschiede.

Die mediale Begrenzung der Gelenkpfanne wird in allen Fällen, wo seitlich wirksame Kräfte bei den Exkursionen der Mandibula auftreten, durch eine ventrale Aufwölbung der Pars entoglenoidea erreicht, die ebenfalls Bestandteil der Pars squamosa ist. Diese Pars entoglenoidea lehnt sich in vielen Fällen gegen eine ventral aufgewölbte Lippe des Alisphenoid und beide bilden zusammen hier dann einen sog. Processus medialis, wie er in besonderer Höhe bei Gorilla zu sehen ist. Andererseits fehlt eine Verstärkung durch das Alisphenoid auch ganz. Hier findet man dann eine mehr rundlich-höckerartige Anschwellung der Pars squamosa, an der sich die Gelenkfläche aufwölbt. Bei den Prosimiae ist aus räumlichen Gründen die laterale Wand der Bulla ossea in unmittelbarer Nachbarschaft der Gelenkpfanne, und dementsprechend findet die hier ventral abgebogene Pars entoglenoidea Anlehnung an die geblähte Wand der Pars petrosa, mit der sie verwächst.

Funktionell gesehen handelt es sich, infolge der Ossifikation oder der straffen ligamentösen Verbindung beider Unterkieferhälften im Bereich der Symphyse, bei dieser medialen, ventral abgebogenen Pars entoglenoidea um eine Begrenzung der Condylen in transversaler Richtung (also sowohl nach innen wie nach außen). Sie ist bei allen den Gattungen groß und flächenhaft ausgebildet, wo die Masseter-Pterygoideusschlinge dem Unterkiefer Exkursionen in transversaler Richtung vermittelt (Kaugeschäft). Dementsprechend finden wir hier auch kennzeichnende Gattungsunterschiede im Zusammenhang mit der Bezahnung und der knöchernen Ausbildung des Kauapparates.

Die Beachtung der ontogenetischen Entwicklung der Articulatio temporo-mandibularis bei den einzelnen Gattungen erlaubte, bei einer Berücksichtigung der jeweiligen Ausbildung des Neuro- und Splanchnocraniums sowie der Bezahnung, gewisse funktionelle Fragen der Schädel- und Kiefergelenkgestaltung näher zu beleuchten. Da mir hauptsächlich ein skelettirtes Schädelmaterial zur Verfügung stand, waren hier die Arbeiten von Beattie (1927), Bluntschli (1929–1931), Bluntschli und Schreiber (1929), Boyer (1938/39), Duvernoy (1853), Fiedler (1953), Freisfeld (1927),

¹ Auch der recente Mensch macht hierin keine Ausnahme. Der Proc. art. post. ist als die wesentliche hintere Begrenzung der Condylen anzusehen, denn er liegt immer innerhalb der Gelenkkapsel, während der Gehörgang extrakapsulär steht und außerdem durch Nerven und Gefäße vom Gelenkkopf getrennt bleibt (Braus, 1932).

Hill 1953, 1955), Howell a. Straus (1933), Leche (1912), Raven a. Hill (1950), Sicher (1951), Sonntag (1924), Starek (1933), Toldt (1904/05) und Zlabek (1933) über die Kaumuskulatur der Primaten besonders wertvoll.

Eine weitere Möglichkeit, durch den Vergleich einiger spezialisierter Ernährungstypen unter den Säugern, die Kiefergelenkskonstruktion der Primaten zu charakterisieren, wurde mir durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. B. Peyer und Herrn Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder aus der Zoologischen Sammlung der Universität Zürich ermöglicht. Ihnen sowie den Herren Dozent Dr. H. Hofer und Dr. W. Fiedler habe ich auch für die Überlassung von Literatur und die Möglichkeit zur Diskussion sehr zu danken.

Überhaupt ermöglicht wurden diese Untersuchungen durch die Anregung und die großzügige Erlaubnis von Herrn Prof. Dr. A. H. Schultz an seinem wertvollen, eigenen Primatenmaterial diesen Fragen nachzugehen. Dafür schulde ich allergrößten Dank, wie auch für die freie Benutzung seiner Bibliothek, sowie für die Hilfe und Unterstützung in allen Fragen der Methodik und bei der Abfassung des Manuskriptes.

B Material und Untersuchungsmethode

Mit Ausnahme einer größeren Zahl erwachsener menschlicher Schädel aus dem Anthropologischen Institut der Universität Zürich, stammt das von mir untersuchte Primatenmaterial in der ganz überwiegenden Mehrzahl aus der Privatsammlung von Herrn Prof. Dr. A. H. Schultz, Zürich.

Über Anzahl, Alter und Geschlecht der einzelnen Gattungen unterrichtet die Tab. 1. In der Nomenklatur und Systematik folgt der Verf. den Angaben von Schultz (1953, 1954), Schultz a. Straus (1954), sowie der neuesten Zusammenstellung von Fieder (1956)

Tabelle 1 Aufstellung des bearbeiteten Primatenmaterials nach Gattung, Alter und Geschlecht. Bei den mit * bezeichneten Exemplaren der Gattung *Cercopithecus* handelt es sich um Frischpräparate, während die übrigen mazeriert sind

Gattung	inf. I	inf. II	juv.	adult	♀	♂
<i>Homo recens</i>	11	17	42	115	18	40
Weiße.....				38		
Neger				42		
Papua				20		
Feuerländer.....				5		
Australier				3		
Alaska Eskimo				7		

Gattung	inf. I	inf. II	juv.	adult	♀	♂
<i>Homo fossilis</i> (Abgüsse).....		1		5		
<i>H. rhodesiensis</i>				1		
<i>H. soloensis</i> (S V; VI)				2		
<i>Pithecanthropus c. pekinensis</i> (S II, III)				2		
<i>H. modjokertensis</i>		1				
<i>Paranthropus robustus</i> (cranio-facial-Fragment, Abguß)				1		
<i>Gorilla</i>	1	5	9	30	20	10
<i>Pan</i>	2	12	50	28	16	12
<i>Pongo</i>	3	6	9	13	7	6
<i>Hylobates</i>		3	3	15	8	7
<i>Symphalangus</i>			1	9		
<i>Nasalis</i>				4	2	2
<i>Cercopithecus</i>			1*	1*		
<i>Papio</i>						
<i>P. sphinx</i>		2	2	5	1	4
<i>Macaca</i>	2	2		13	6	7
<i>M. mulatta</i>	2	2		8	4	4
<i>M. philippinensis</i>				5	2	3
<i>Ateles</i>		1		6	3	3
<i>Cebus</i>		1		6	3	3
<i>Saimiri</i>				4	2	2
<i>Alouatta</i>		3	1	8	4	4
<i>Aotes</i>				3		
<i>Oedipomidas</i>				2		
<i>Callithrix</i>				1		
<i>Tarsius</i> (Tarsiidae)				4		
<i>Galago</i> (Galagidae)				1		
<i>Perodicticus</i> }				3		
<i>Nycticebus</i> } (Lorisiidae)				2		
<i>Loris</i> }				1		
<i>Daubentonia</i> (Daubentoniidae)				1		
<i>Propithecus</i> }				3		
<i>Avahi</i> } (Indriidae)				1		
<i>Megaladapis</i> (Megaladapidae) ..				1		
<i>Microcebus</i> }				2		
<i>Lepilemur</i> } (Lemuridae)				3		
<i>Hapalemur</i> }				2		
<i>Lemur</i> }				4		
<i>Tupaia</i> (Tupaiaidae)				5		

Das Material umfaßt 512 Exemplare der Ordnung Primates. Die aufgeführten fossilen Funde, die ich ebenfalls dem Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. A. H. Schultz verdanke, stellen insofern eine Auswahl dar, als nur solche Abgüsse brauchbar erschienen, bei denen die *Regio temporo-mandibularis* gut erhalten und im Detail ausgearbeitet war.

Bei den recenten Hominoidea liegen vollständige ontogenetische Reihen von der Geburt bis ins hohe Alter vor. Die Untersuchung einer möglichst großen Zahl erwachsener Individuen war anzustreben, da vor allem zur Beurteilung der prähistorischen Hominoidea die Kenntnis der Variabilität der Merkmale bei den recenten Gattungen wichtig erschien.

Nachdem sich aus einem Überblick an einem größeren und umfassenderen Material ergab, daß bei den niederen Ostaffen Kauapparat und Kiefergelenk in ganz bestimmter Richtung variieren, habe ich für diese Arbeit einige wenige Gattungen ausgewählt: Von den *Colobinae* *Nasalis*; von den *Cercopithecinae* die Gattungen *Macaca* und *Papio*. Mit Ausnahme der Gattung *Macaca*, in der zwischen *M. mulatta* und *M. philippinensis* gewisse charakteristische Unterschiede im Verhalten der mechanisch-statischen Beziehungen des Kauapparates und des Kiefergelenkes bestehen, sind innerhalb der Primatenreihe im allgemeinen die Artunterschiede im Gelenkbau nicht kennzeichnend. Die individuelle Variabilität innerhalb der Gattungen ist größer.

An zwei Frischpräparaten von *Cercopithecus* konnte ich das Verhalten der Kaumuskulatur, des Bänderapparates und des *Discus articularis* selbst untersuchen, während alle übrigen Schädel in mazeriertem Zustand vorlagen.

Während bei den meisten Gattungen der *Simiae* auch jugendliche Individuen untersucht werden konnten, fehlen solche bei den *Prosimiae*. Dieser Mangel wird aber durch sehr gute Abbildungen, wie sie in der Literatur vorliegen, ausgeglichen, so daß auch für die *Prosimiae* gewisse Schlußfolgerungen über die ontogenetische Entwicklung der *Articulatio temporo-mandibularis* möglich wurden.

Wenn in den später gegebenen Tabellen und Figuren die Anzahl der untersuchten Individuen nicht besonders vermerkt ist, dann stimmt sie mit der in Tab. I angeführten überein.

Um die ontogenetischen Reihen vergleichen zu können war eine Einteilung in mehrere Altersklassen erforderlich. Hier war es gegeben, diese Ordnung nach dem jeweiligen Zahnstatus vorzunehmen, vor allem weil enge Beziehungen zwischen Bezahnung und Kiefergelenkentwicklung bestehen.

Infant I (inf. I)	... noch kein Milchzahn durchgebrochen. ¹
Infant II (inf. II)	... Durchbruch der Milchzähne bis zum vollständigen laktealen Gebiß.

¹ Diese Klasse wird im Text gegenüber den drei folgenden jugendlichen Stadien auch als „frühontogenetisches Stadium“ bezeichnet, wobei zu bemerken ist, daß diese erste Klasse keine Exemplare enthält, die altersmäßig in nennenswertem Ausmaß vor der Geburt liegen.

- Juvenil I (juv. I) ... neben dem Milchgebiß die ersten Dauermolaren.
- Juvenil II (juv. II) ... Zahnwechsel, wobei der letzte Zahn des Dauergebisses noch nicht vollständig durchgebrochen ist.
- Adult (ad.) ... vollständiges Milchgebiß.

Für gewisse Fragen der Kiefergelenkmorphologie war eine weitere Unterteilung der erwachsenen Altersklasse vorzunehmen:

- Erwachsene mit wenig abgekauten Zähnen — (wenig abgek.)
- Erwachsene mit stark abgekauten Zähnen — (stark abgek.)
- Erwachsene mit fehlenden Molaren (sek.) — (Mol. fehlen)
- Erwachsene mit Totalatrophie der Zahnbogen von Ober- und Unterkiefer — (Atrophie I bzw. II)

Für alle vergleichend-anatomischen Untersuchungen ist eine einheitliche Erfassungsmethode ein unbedingtes, aber vielfach schwer zu erfüllendes Postulat¹. Schon bei der morphologischen Beschreibung der Gelenkgegend zeigt sich, wie die Ergebnisse, insbesondere hinsichtlich der vertikalen Dimensionen, je nach der Einstellung des Schädels stark variieren.

Für alle Fragen der speziellen Kiefergelenkgestaltung wurde hier die Kauflächenebene als Einstellungsebene, entsprechend dem Vorgehen der funktionell arbeitenden Odontologen, gewählt. Das heißt, alle vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis werden gegenüber der, durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierten Kauflächenebene (pKE) beurteilt (s. Abb. 1). Für alle funktionellen Fragen des Kauapparates kommt der Stellung der Zahnbogen in sagittal-vertikaler Richtung größte Bedeutung zu.

Der Untersuchungsvorgang zerfiel in drei aufeinanderfolgende Etappen:

1. Einer morphologischen Erfassung des Gesamtbauplanes des Schädels einschließlich des Unterkiefers, der Bezahnung, der Ursprungs- und Ansatzflächen der Kaumuskulatur und schließlich der Regio temporo-mandibularis mit allen ihren Einzelheiten.

2. Anschließend wurden mit Hilfe des Schwarzschen Stereographen Sagittal- und Frontalschnitte und eine maßstabgerechte Zeichnung der Facies basilaris angefertigt.

¹ s. die grundlegenden Ausführungen bei Clark (1955).

3. Erfolgte die Bestimmung einiger direkter Maße, wie Hirnschädelbreite, Biauricularbreite, Jochbogenbreite, Basion-Prosthionlänge usw. mittels des Gleit- bzw. Tasterzirkels. Dasselbe geschah zur Kontrolle für alle sagittalen und transversalen Maße des Kiefergelenkes.

Hinsichtlich der Meßpunkte bin ich, soweit nicht neue Maße erforderlich waren, der konventionellen Methode der Craniometrie (Gieseler, Oppenheim und Remane, 1927; Martin, 1927; Mollison, 1938) gefolgt.

Am Kiefergelenk können direkte Maße a) in sagittaler, b) in transversaler und c) in vertikaler Richtung unterschieden werden. a) und b) sind mit dem Gleitzirkel, besser aber ebenfalls an Sagittal- bzw. Frontalschnitten abzunehmen. In sagittaler Richtung ist hier die ganze Länge der Gelenkpfanne, sowie die der Eminentia articularis von Bedeutung. Die erstere erstreckt sich von dem am weitesten oral gelegenen Punkt der Gelenkpfanne (aa) bis zu dem am weitesten hinten gelegenen (ap). ap liegt unterschiedlich in der Ontogenie und bei den einzelnen Gattungen, teils im Bereich des Proc. art. post., teils in Höhe der Fissura Glaseri bzw. Sutura tympano-squamosa. In keinem Falle wurde der Gehörgang in dieses Längenmaß einbezogen, da er ontogenetisch und phylogenetisch gesehen, nicht zur eigentlichen Gelenkfläche gehört.

Der vorderste Punkt der Gelenkpfanne ist nicht immer scharf abzugrenzen, doch ist er annähernd genau zu bestimmen, wenn man die ganze Gelenkpfanne, vor allem die Eminentia articularis in ihrer Form im Auge behält. Ähnliches gilt auch für die Grenze zwischen Fossa glenoidalis und Eminentia articularis. In vielen Fällen ist sie scharf gezeichnet, dann ist die Länge der Eminentia articularis leicht zu nehmen. In anderen ist der Übergang unmerklich für das Auge. Hier helfen die Sagittalschnitte durch die Gelenkgegend weiter, an denen man eine annähernde Abgrenzung vornehmen kann. Länge der Eminentia articularis und Fossallänge ergänzen sich zur ganzen Gelenklänge und man kann daher umgekehrt aus der Gelenklänge und der der Eminentia articularis die Fossallänge berechnen.

In transversaler Richtung ist die Gelenkbreite wesentlich. Sie wird von der medialen Begrenzung, oder wenn eine solche fehlt, vom medialen Rand der Gelenkpfanne bis zu dem am weitesten nach außen ragenden Punkt (der meist im Bereich der Eminentia articularis liegt), senkrecht zur Längsrichtung der Gelenkfläche gemessen (am—al).

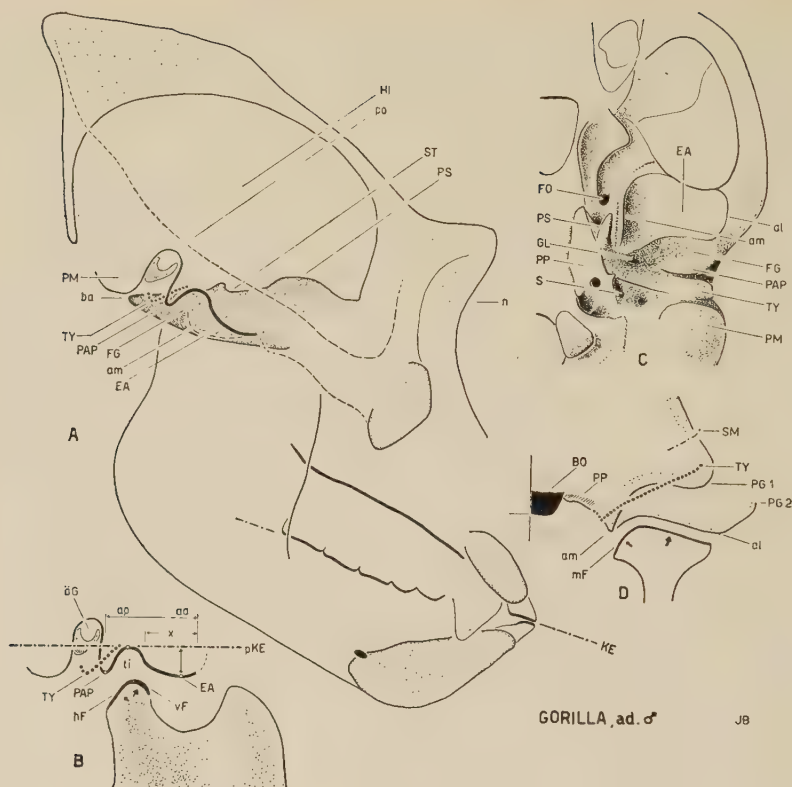


Abb. 1. Gorilla gor., adult, männlich ($\frac{1}{3}$ nat. Größe)

A Mediansagittalschnitt des Hirn- und Gesichtsschädels. Darauf planparallel projizierte Schnitte der Gelenkpfanne des Kiefergelenkes, des Gehörganges und der Pars mastoidea; der Oclusionsfläche des oberen Zahnbogens, der vorderen Jochbogenwurzel und des Gelenkkopfes; außerdem die projektivischen Umriss des Unterkieferkörpers und -Astes sowie des Jochbogens, der nach hinten-oben in die ventrale Begrenzung des Temporalisursprunges, nach vorn in die Orbitaumrandung ausläuft

Erläuterung der Zeichen:

am = mediale Begrenzung der Gelenkpfanne (Proc. medialis)

ba = Basion

n = Nasion

po = Porion

EA = Eminentia art.

FG = Fossa glenoid.

HI = Hirnschädelinnenraum

KE = Kauflächenenebene

PAP = Proc. art. post.

PM = Pars mastoidea (Proc. mast.)

PS = Planum sphenoidum

ST = Sella turcica — der ventral davon gelegene, fein punktierte, keilförmige Umriß stellt die mediale Schädelbasis dar, die oral in das Frontale übergeht, aboral das Foramen magnum (Basion) begrenzt

TY = Pars tympanica — Gehörgang medial des Proc. art. post. geschnitten (dick punktiert gezeichnet)

B Sagittalschnitt der Articulatio temporo-mandibularis eingestellt auf die Kauflächen-ebene

(Dabei wurde am eben genannten Sagittalschnitt die Kauflächenebene durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis planparallel verschoben = Grundebene: pKE)

Erläuterung der Zeichen:

a) im Bereich der Pars glenoidea:

- aa = der am weitesten oral gelegene Punkt der Gelenkpfanne
- ap = der am weitesten aboral gelegene Punkt der Gelenkpfanne
- ti = der am weitesten dorsal gelegene Punkt der Fossa glenoidalis (ti. d. Fossa glenoid.)
- x = Länge der Eminentia articularis
- EA = der gegenüber der pKE am weitesten ventral ragende Punkt der Eminentia art. (= *Höhe der Eminent. art.*)
- PAP = der gegenüber der pKE am weitesten ventral ragende Punkt des Proc. art. post. (= *Höhe des Proc. art. post.*)

b) im Bereich des Gehörganges (Pars tympanica und Superficies meatus)

- äg = äußere Gehöröffnung — die dorsal von der Superficies meatus, ventral vom Tympanicum begrenzt wird
- TY = der gegenüber der pKE am weitesten ventral ragende Punkt des tympanalen Gehörganges — bei einem Schnitt medial des Proc. art. post. (= *Höhe der Gehörgangsvorderwand*)

c) im Bereich des Condylus:

- hF = hintere Gelenkfacette
- vF = vordere Gelenkfacette

C Die Regio temporo-mandibularis dem Beschauer zugekehrt (Facies basilaris)

Erläuterung der Zeichen:

- al = lateraler Rand der Eminentia art.
- am = medialer Rand der Eminentia art.
- EA = Eminentia art. (= Facies präglenoidalis)
- FG = Fossa glenoidalis
- FO = Foramen ovale
- GL = Fissura Glaseri
- PAP = Processus articularis posterior
- PM = Pars mastoidea
- PP = Pars petrosa
- PS = Proc. styliformis
- S = Vagina proc. styloideus
- TY = Pars tympanica

D Frontalschnitte in Höhe der Regio temporo-mandibularis

Erläuterung der Zeichen:

a) im Bereich der Pars glenoidea:

- al = lateraler Rand der Eminentia art.
- am = medialer Rand der Eminentia art. (Pars entoglenoidea)
- PG1 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoidalis
- PG2 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Eminentia articularis

b) im Bereich der Gehörgangsregion:

- SM = Superficies meatus (Pars squamosa)
- TY = Pars tympanica — die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen

c) im Bereich der medialen Schädelbasis:

- BO = Basioccipitale
- PP = Pars petrosa

d) im Bereich des Condylus:

- mF = mediale Gelenkfacette

Für alle vertikalen Maße, zur Charakterisierung der Gelenkpfanne besonders wertvoll, sind Sagittalschnitte unerlässlich. Hat man mittels des Stereographen nach Schwarz zuerst einen Median-sagittalschnitt des Schädels gezeichnet (der Hirnschädel einschließlich der Basis, Gesichtsschädel und Unterkiefersymphyse umfaßt), so wird zunächst der am weitesten dorsal gelegene Punkt der Fossa glenoidalis im Bereich der lateralen Schädelbasis bestimmt, indem man den Zeichenstift planparallel verschiebt. In gleicher Weise wird der am weitesten ventral ragende Punkt der Eminentia articularis, des Processus articularis posterior, der medialen Begrenzung und des Gehörganges (dicht medial des Proc. art. post.) abgetastet und planparallel zum Mediansagittalschnitt eingezeichnet. Schließlich wird eine Schnittserie der Gelenkpfanne planparallel von innen nach außen gelegt, aus der man eine mittlere Kurve erhält, wie sie in den Abb. 1 bis 11 wiedergegeben ist. An diesem Sagittalschnitt werden weiter die Kaufläche, die Form und Stellung der Jochbogen, der äußeren Gehöröffnung und der Umriß des Unterkiefers und seines Gelenkkopfes eingezeichnet, so daß man an Hand einer solchen stereographischen Aufnahme des Schädels die verschiedensten Beziehungen jederzeit analysieren kann.

Verschiebt man nun, unter Vorlage einer solchen Zeichnung, die Kauflächenebene (die die Stellung der Kauflächenkurve von der Backenzahnreihe bis zu den Incisivi erfaßt) planparallel durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis (genannt ti, d. Fossa glenoidalis = ti in Abb. 1), so kann man von dieser Grundebene (pKE in Abb. 1) aus die vertikalen Dimensionen der Eminentia articularis des Proc. art. post. usw. bestimmen¹.

Die nach der genannten Methode angefertigten Sagittalschnitte sind, vor allem weil sie auch, bei einer entsprechenden Formgebung der Tastnadel, eine genaue Fixierung der Form und Haltung der medialen Schädelbasis ohne Halbierung der Schädel erlauben, für alle Fragen der Position des Kiefergelenkes gegenüber Basisoccipitale und Basisphenoid in sagittal-vertikaler Richtung geeignet (s. Abb. 1 bis 11).

¹ Ashton und Zuckerman (1954) sind bei ihren Untersuchungen über die Fossa mandibularis beim Menschen und den Pongiden ganz ähnlich vorgegangen, nur haben sie die Frankfurter Horizontale als Grundebene gewählt und daher weichen ihre Ergebnisse, vor allem hinsichtlich der ontogenetischen Beurteilung, von den hier niedergelegten ab. Diese Einstellungsebene ist aber vergleichend-anatomisch abzulehnen (s. Schultz, 1955); außerdem handelt es sich hier auch um ein funktionelles Problem, das bei einer Beurteilung gegenüber der OAE völlig unberücksichtigt bleibt.

In dieser Arbeit soll, neben Fragen der Morphologie, vor allem auch gezeigt werden, welche Lageveränderungen die Gelenkpfanne gegenüber dem Hirnschädel und dem Gesichtsschädel im Verlauf der Ontogenie bei den einzelnen Gattungen erfährt und wie sich die Regio temporo-mandibularis zur medialen Schädelbasis, vor allem gegenüber Basisoccipitale und Basisphenoid (abgekürzt BO bzw. BS), verhält.

Die absoluten Wachstumsraten in den drei Ebenen des Raumes interessieren hier weniger. Es kommt vor allem darauf an, die relativen Lagebeziehungen aufzuzeigen. Bei den Gattungen der Simiae wurde diese Beurteilung gegenüber der Basion-Nasion-Ebene vorgenommen, wobei aber immer auf die Haltung von BO und BS geachtet wurde, so daß auch hier der ba-n-Ebene keine grundsätzliche Bedeutung zukommt. Sie ist für unsere Zwecke aus rein beschreibenden Gründen geeignet. Außerdem ist zu erwähnen, daß in allen Fällen, wo die Naso-Frontalnaht sehr weit nach oben reicht, nach dem Vorderrand der Lamina cribrosa korrigiert wurde. Bei den Halbaffen war die pharyngeale Fläche des BO für die Orientierung der Schädel maßgebend (s. Abb. 11). Die später im Text gegebenen Erläuterungen werden ein solches Vorgehen in unserem speziellen Fall rechtfertigen.

Für die Charakterisierung der transversalen Lage der Gelenkpfanne und für die ontogenetisch sich entwickelnden Stellungsänderungen von Pars glenoidea und Pars tympanica in transversal-vertikaler Richtung sind Frontalschnitte unerlässlich. Die Entwicklungstendenzen, die sich in dieser Ebene abspielen, sind für die Gestaltung der Regio temporo-mandibularis von großem Interesse.

Bei der Beschreibung der Morphologie und der Lagebeziehungen gelten — um auch phylogenetisch eine einheitliche Nomenklatur anwenden zu können — folgende Bezeichnungen, die Lage oder Richtung eines Punktes bzw. einer Formation zu anderen Teilen des Schädels kennzeichnen:

oral	= anterior	= vorne
aboral	= posterior	= hinten
dorsal	= cranial	= oben
ventral	= pharyngeal	= unten

Dabei wird das Kiefergelenk am Hirnschädel in der Regel mit der Schädelbasis dem Beschauer zugekehrt beschrieben (Facies basilaris), außerdem aber auch in Facies lateralis (Sagittalschnitt) und Facies occipitalis (Frontalschnitt) charakterisiert, da sich die Stellungsänderungen im Verlaufe der Ontogenie in allen drei Ebenen des Raumes vollziehen. Für den Unterkiefer gilt das gleiche, nur daß hier grundsätzlich seine natürliche Lage am Schädel mit dem Zahnbogen nach oben angenommen wird.

Die beiliegenden Abbildungen (1 bis 11) sollen den Text anschaulich erläutern. Die Sagittalschnitte sind für alle Maße und Lagebeziehungen in sagittal-vertikaler Richtung, die Frontalschnitte für die transversal-vertikaler Richtung vor sich gehenden Stellungsänderungen maßgebend.

C Ergebnisse

I. Die recenten Hominoidea

Zur morphologischen und funktionellen Beurteilung der *Regio temporo-mandibularis* — ein Terminus der den *Arcus zygomaticus*, das temporo-mandibulare Gelenk, den äußeren knöchernen Gehörgang und benachbarte Strukturen umfaßt (Sullivan, 1933) — war es von ausschlaggebender Bedeutung, neben dem phylogenetischen Vergleich der recenten Primaten, die ontogenetische Entwicklung innerhalb der Gattungen zu analysieren. Schultz (1950c) hat den Wert dieser Arbeitsmethode für die Primatologie in folgenden Worten zusammengefaßt: „... For the great majority of the problems appertaining to man's phylogenetic specializations we will always have to rely upon thorough comparisons between recent primates, including all bodily parts and considering form and function. Only with such comparisons can we ever hope to detect which characters are really peculiar to man and to determine the degree and significance of such specializations. With the realisation that all phylogenetic changes are primarily due to ontogenetic alterations, we have to discover when, where and, possibly, why human growth and development have become different from corresponding age changes in non-human primates ...“

Es bedarf keiner näheren Erläuterung, daß eine isolierte Beschreibung der Gelenkpfanne am Schädel ungenügend ist. Die engen Beziehungen der Gelenkformation zu den mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates, aber auch zur Entwicklung des Neurocraniums verlangen, hier auch auf Strukturen einzugehen, die auf den ersten Blick weniger wesentlich erscheinen.

Die Besprechung der *Simiae* erfolgt in systematischer Reihenfolge und beginnt mit der Infraordnung der *Catarrhinae*. Die *Hominoidea* mit den recenten Gattungen *Homo*, *Gorilla*, *Pan*, *Pongo*, *Hylobates* und *Symphalangus* sind in frühontogenetischen Stadien im Bereich des Schädels durch eine weitgehende Ähnlichkeit ausgezeichnet (Schultz, 1950 a). Alle charakteristischen Unterschiede prägen sich auch im Bereich des Gelenkes und der Schädelbasis erst im Verlauf der Ontogenie. Daher werde ich im folgenden die neugeborenen, recenten *Hominidae*, *Pongidae* und *Hylobatidae* gemeinsam besprechen und allfällige Unterschiede hervorheben.

Charakteristisch für alle fetalen und neugeborenen **Hominoidea** ist die absolut dominierende Größe des Hirnschädels gegenüber einem noch kleinen Gesichtsschädel. Die Schädelkalotte, die Schädelbasis und das Gesicht stellen vorläufig erst eine mehr lose Verbindung einzelner Knochenelemente dar. Die stimulierende Wirkung des Kauapparates auf die Gestaltung der Basis und vor allem auf den Gesichtsschädel bei Durchbruch der Milchzähne, zeigen die ontogenetischen Reihen der einzelnen Gattungen sehr deutlich.

Das *Ostemporale* ist im fetalen und teilweise auch noch im neugeborenen Stadium bei den Hominoidea sehr einheitlich in Aussehen und Lage der einzelnen Teile zueinander. Bekanntlich sind die drei Elemente des später soliden *Ostemporale* frühontogenetisch noch voneinander getrennt. Die *Pars petrosa* hat eine relativ beträchtliche Größe und überragt jetzt noch bei allen die pharyngeale Fläche des *Basioccipitale ventral*. Die *Pars tympanica*, die bei den catarrhinen Primaten einen langen, äußeren, knöchernen Gehörgang bildet, wird durch einen annähernd horizontal der *Pars petrosa* aufliegenden, hufeisenförmigen Ring dargestellt. Die seitlich am Hirnschädel orientierte, beim Blick auf die Basis schräg lateral-dorsal abfallende *Pars squamosa*, läßt die bei Erwachsenen vorhandene Unterteilung in einen vertikalen und horizontalen Anteil noch völlig vermissen. Eine breite laterale Schädelbasis, wie wir sie vor allem bei erwachsenen Pongidae finden werden, fehlt noch bei allen ganz.

Das Kiefergelenk im Bereich der Jochbogenwurzel zeigt eine weitgehend einheitliche, undifferenzierte Form. Es stellt eine schräg lateral-dorsal abfallende, seichte Grube dar, die hinten von einem spitz-kegelförmigen *Proc. art. post.* begrenzt wird, der, entsprechend der Ausbildung des *Tympanicum*, bei allen frei und isoliert steht.

Entgegen den Ergebnissen von Ashton und Zuckerman (1954) konnte ich weder morphologisch, noch mittels der dem Auge in vielen Fällen überlegenen Methode der planparallelen Schnitte mit dem Schwarzschen Stereographen, in solchen frühontogenetischen Stadien eine *Eminentia articularis* feststellen. Meine Ergebnisse sind in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Bluntzschli (1926), Humphreys (1932), Kieffer (1907/08), Lubosch (1906 b), Schwarz (1922), Steinhardt (1935/36) u. a., die ein Fehlen des *Tuberculum articulare* beim neugeborenen Menschen nachgewiesen haben. Wie die Untersuchungen des Verf. gezeigt haben, ist dies ein Verhalten, wie es für alle Simiae gilt, solange intensivere Kaubewegungen fehlen (s. unten).

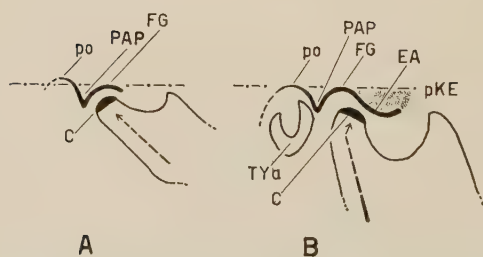
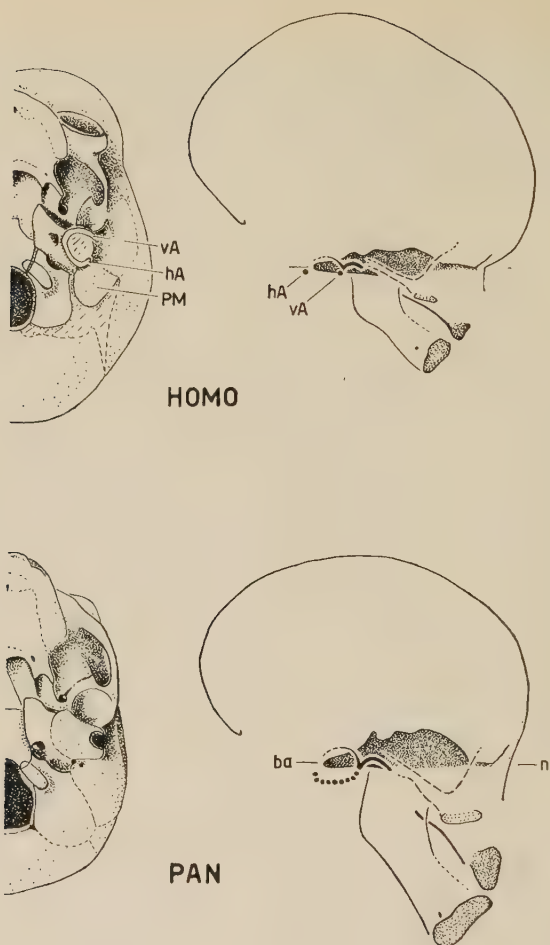


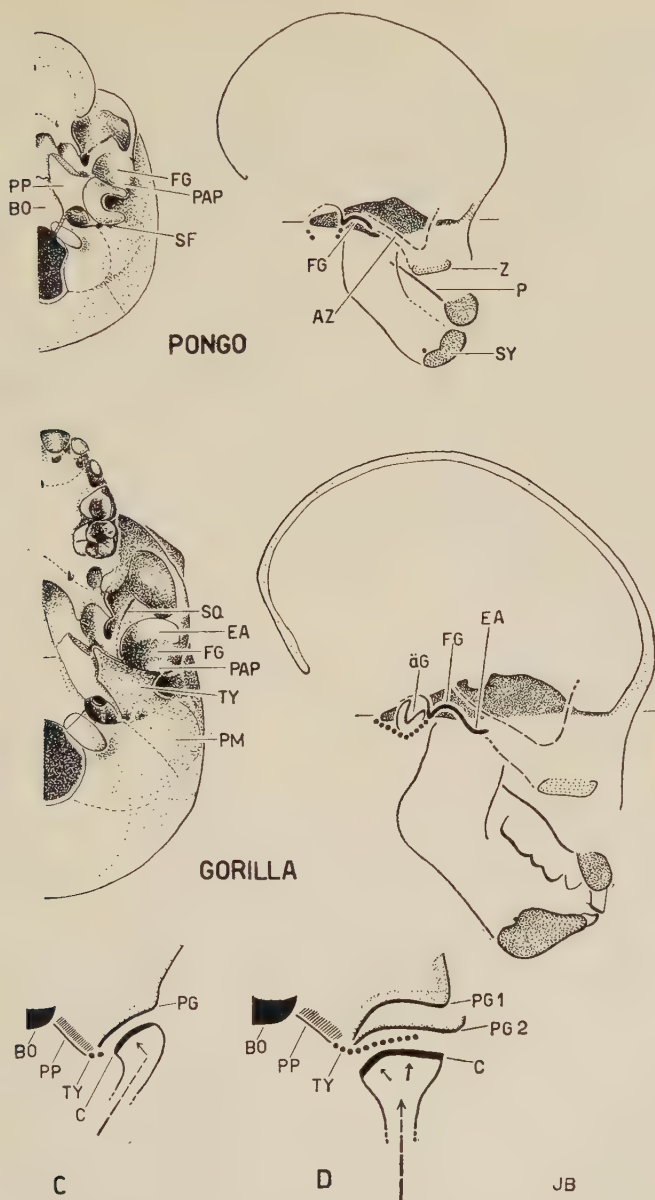
Abb. 2. Frühontogenetische bzw. jugendliche Stadien von Homo, Pongo, Pan und Gorilla.
($\frac{1}{2}$ nat. Größe) (Darstellungsmethode wie in Abb. 1 erläutert.)

Homo: 8. Lunarmonat

Pongo: neugeboren

Pan: 74 Tage post partum

Gorilla: Milchgebiß fast vollständig



Erläuterungen der Zeichen (Sagittalschnitte):

- ba = Basion
- n = Nasion
- AZ = Arcus zygomaticus (Umriß)
- hA = Annulus tymp. — hinterer Schenkel
- vA = Annulus tymp. — vorderer Schenkel
- EA = Eminentia art.

FG = Fossa glenoid.
 P = pharyngeale Gaumenfläche
 SY = Symphysis mandibulae (im Schnitt)
 Z = vordere Jochbogenwurzel (im Schnitt)

Facies basilaris der genannten Beispiele:

Erläuterung der Zeichen siehe wie oben und:

BO = Basioccipitale
 PAP = Proc. art. post.
 PM = Pars mastoidea
 PP = Pars petrosa
 SF = Foramen stylo-mast.
 SQ = Sutura spheno-squamosa
 TY = Pars tympanica

A—D: Schematisierte Darstellung der ontogenetischen Stellungsänderungen des Condylus und der Gelenkpfanne in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung bei *Homo* und *Pongidae*.

A: Sagittalschnitt orientiert auf die Kauflächenebene bei Neugeborenen

B: dasselbe bei vollständigem Milchgebiß.

C: Frontalschnitte durch die laterale Schädelbasis in Höhe der *Articulatio temporo-mandibularis* und der Gehörgangsregion bei Neugeborenen.

D: dasselbe bei vollständigem Milchgebiß.

Erläuterung der Zeichen:

po = Porion
 BO = Basioccipitale
 C = Gelenkfläche des Condylus
 EA = Eminentia art.
 FG = Fossa glenoid.
 pKE = projizierte Kauflächenebene (Grundebene)
 PAP = Proc. art. post.
 PG = Pars glenoidea
 PG1 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoid.
 PG2 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Eminentia art.
 PP = Pars petrosa
 TY = Pars tympanica — die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen
 TY a = Pars tympanica — die Lage und Form des Tympanicum im Bereich der äußeren, knöchernen Gehöröffnung

Infolge des noch mangelnden knöchernen Gehörganges erfolgt der Abschluß des Kiefergelenkes hinten nur durch den isoliert stehenden Proc. art. post., der vom vorderen Schenkel des Annulus tympanicus durch die Fissura tympano-squamosa getrennt ist. Eine im medialen Teil sich dazwischenschiebende Crista tegmentalis der Pars petrosa wird noch vermißt.

Die Stellung der Pars squamosa, die fehlende Unterteilung in einen horizontalen und vertikalen Anteil, sowie die Gestaltung der Gelenkpfanne, lassen sich aus einer relativen Funktionslosigkeit des Kauapparates erklären. Wie beim Menschen (Bluntschli, 1926) hat man auch bei den *Pongiden* und *Hylobatiden*, neben Öffnungs- und Schließbewegungen der Mandibula, mit geringen propali-

nalen¹ Exkursionen, wie sie für das Saugen von Bedeutung sind, zu rechnen.

Mit dem undifferenzierten Bild der Gelenkpfanne stimmt die Gestaltung des Unterkiefers überein. Er ist bei Neugeborenen entsprechend dem Obergesicht grazil gebaut, wobei der *Ramus horizontalis mandibulae*, infolge der früh angelegten größeren Zähne, bei den *Pongidae* relativ massiver wie bei *Homo* und den *Hylobatidae* erscheint. Hier sind aber zweifellos jetzt noch räumliche und nicht mechanisch-statische Momente maßgebend.

Aufschlußreich für unsere Fragen ist vor allem die Ausbildung des Unterkieferastes, der seine Form in engem Zusammenhang mit dem Durchbruch der Zähne und der Differenzierung der Kaumuskulatur sehr charakteristisch verändert. Jetzt fehlt noch ganz die bei allen erwachsenen *Hominoidea* ausgeprägte Abwinkelung zwischen Ast und Körper. Der *Ramus ascendens mandibulae* ist schräg nach außen und rückwärts orientiert. Er trägt einen rundlich gewölbten Gelenkkopf, der die Kauleiste praktisch nicht überragt. Seine Gelenkfläche ist in Fortsetzung des Astes nach rückwärts gerichtet. Von hinten gesehen blickt sie medial-dorsal und dementsprechend findet man im Bereich des Halses einen Knick, der durch die gegensätzliche Richtung des *Ramus ascendens* und des *Condylus* hervorgerufen wird (s. Frontalschnitt der Abb. 2). Bemerkenswert ist die Einheitlichkeit der ontogenetischen Anlagen sowie ein in kauphysiologischer Hinsicht erst wenig beanspruchter Gesichtsschädel. Beide Momente sind für die jetzt noch einheitlich undifferenzierte Form der *Articulatio temporo-mandibularis* und des Unterkieferastes ursächlich von Bedeutung.

Andererseits ist nicht zu verkennen, daß schon in diesem frühontogenetischen Stadium gewisse Formmerkmale des Gesichtsschädels eine, in erster Linie gattungsmäßig geprägte, eigenwillige Differenzierungstendenz zeigen. Es sei hier nur an das relativ kräftig ausgebildete, in einer gestreckten Linie abfallende Gesicht bei ganz jungen Gorillas erinnert, das sich vor allem von der konkaven Silhouette des Orang-Utan unterscheidet. Plastische Bildungen im Sinne einer kaufunktionellen Bedingtheit sind der Unterkieferast mit Gelenkkopf und Muskelapophysen, die Jochbogen, *Lineae temporales*, *Processi pterygoidei* und schließlich die *Pars glenoidea*. Die weitgehende Übereinstimmung in Form und Lage gerade dieser Bildungen zum jetzigen Zeit-

¹ Verschiebungen des Unterkiefers bzw. der Condylen in sagittaler Richtung.

punkt bei allen Hominoidea ist für eine funktionelle Analyse des Kiefergelenkes daher besonders aufschlußreich¹.

Mit dem Auftreten der Milchzähne und der zunehmenden Vervollständigung des laktealen Gebisses (inf. II) erfolgt eine Konsolidierung des Gesichtsschädels und der Schädelbasis. Es beginnt die erste Differenzierung der Gelenkgegend, die, um es vorwegzunehmen, beim Menschen und den Großaffen weitgehend einheitlich verläuft. Nun erst beginnen sich die ontogenetischen Wachstumsraten von Neurocranium und Splanchnocranium bei den einzelnen Gattungen deutlicher in Ausmaß und Geschwindigkeit zu verschieben (Schultz, 1927, 1933, 1940, 1941 a, 1941 b, 1944, 1949, 1950 a, 1950 b), doch treten die charakteristischen Unterschiede erst mit dem Durchbruch der Dauerzähne mit aller Eindringlichkeit hervor. Die Tatsache, daß bis zum Erscheinen der ersten Dauerzähne bei allen Hominoidea der Hirnschädel an Größe den Gesichtsschädel immer übertrifft, ist für die Lage und Gestaltung der Kiefergelenkgegend in diesem Zeitabschnitt von wesentlicher Bedeutung.

Der Durchbruch der Milchzähne geht mit einer Kräftigung und Außenhenkelung der Jochbogen einher. Der Kieferbogen wird wie ein Gewölbe von den Pfeilern des knöchernen Gesichtsschädels gestützt, auf denen die Zähne, besonders die beim Kauen stark beanspruchten Mahlzähne ruhen. Die Form und Wölbung des Gaumens, die Stellung der Proc. pterygoidei und der vorderen Jochbogenwurzel (Zygomaticum + Maxillare), das Auftreten eines Torus supraorbitalis u. a. Bildungen, sind ganz ausschlaggebend von den jetzt im Backenzahnbereich auftretenden, kaufunktionell bedingten Druckkräften abhängig.

Das Os temporale mit seinen einzelnen Elementen wird zu einem mehr oder weniger einheitlichen Komplex des Schädels, das einerseits Anteil an der seitlichen Hirnschädelwandung hat, zum anderen einen wesentlichen Anteil der Schädelbasis bildet.

Die Pars squamosa zeigt nun, vor allem in Höhe der Gelenkpfanne, zwei scharf gegeneinander abgewinkelte Teile: die horizontal gestellte Pars glenoidea und die vertikal aufgerichtete Schläfenschuppe (s. Frontalschnitt der Abb. 2).

¹ Auf die Ausführungen von Klatsky and Fisher (1953) über den Einfluß von Vererbung, Umwelt und Funktion auf Wachstum und Entwicklung ist hinzuweisen.

Mit dem Auftreten der Bezahnung hat sich aber auch die Gelenkfläche selbst (*Pars glenoidea*) zunehmend differenziert: Im oralen Abschnitt der ursprünglich sehr seichten Vertiefung auf der Jochbogenwurzel — der Gelenkpfanne der frühontogenetischen Stadien — hat sich beim Menschen und den Pongiden ganz allmählich ein aus der *Fossa glenoidalis* ventral-oralansteigender, in sagittaler Richtung ventral konvexer Wulst entwickelt, die *Eminentia articularis*. Bei Vollendung des Milchgebisses (und auch schon etwas davor) findet man dementsprechend beim Menschen und den Großaffen eine geräumige, querovale *Fossa glenoidalis* die vorn morphologisch durch ein *Tuberculum articulare* begrenzt wird (s. Abb. 2).

Die kaufunktionelle Bedingtheit dieser bei allen Hominoidea, gegenüber der ursprünglich vorhandenen *Fossa glenoidalis*, ontogenetisch neu hinzutretenden Bewegungsfläche für den *Condylus* wird deutlich, wenn man die gleichzeitig erfolgenden Veränderungen des Unterkieferastes, insbesondere des Gelenkkopfes, vom Zeitpunkt der Geburt bis zur Vollendung des Milchgebisses analysiert:

Gegenüber dem frühontogenetischen Stadium (inf. I), wo Ast und Kieferkörper in einer gestreckten Linie hintereinander lagen (s. Abb. 2), hat sich eine Abwinkelung in sagittal-vertikaler Richtung vollzogen. Damit wurde gleichzeitig das Kiefergelenk gegenüber der Kauleiste immer mehr überhöht. Der *Condylus*, der ursprünglich in seinem Umriß mehr rundlich war, hat zunehmend eine querovale Form angenommen und seine Gelenkfläche hat Stellungsänderungen sowohl in sagittal-vertikaler, wie transversal-vertikaler Richtung durchgemacht. Während bei neugeborenen Hominoidea die Gelenkfläche des Gelenkkopfes in Richtung des Unterkieferastes rückwärts in die Tiefe der *Fossa glenoidalis* blickte, erfuhr diese, in engem Zusammenhang mit dem Auftreten der Zähne, eine Richtungsänderung zuerst nach oben und schließlich nach vorn-oben (s. Sagittalschnitte der Abb. 2).

An ontogenetischen Reihen, die alle Stadien des Milchzahndurchbruches beinhalten, kann man erkennen, daß mit dieser Stellungsänderung der Gelenkfläche des *Condylus* (im Zusammenhang mit der Aufrichtung des Astes), sowohl beim Menschen wie bei den Pongiden die Entwicklung einer *Eminentia articularis* im oralen Abschnitt der *Fossa glenoigalis* einhergeht. Die Gestaltung des *Condylus* und der Gelenkpfanne (*Pars glenoidea*) ist kaufunktionell bedingt, wobei der Ausbildung der *Masseter-Pterygoideusschlinge* besondere Bedeutung zukommt. Die generelle Abhängigkeit dieser

Bildungen von kaufunktionellen Momenten werden wir später ebenso bei einem phylogenetischen Vergleich der erwachsenen Primaten wiederfinden.

Die Frontalschnitte der Abb. 2 zeigen, daß die frühontogenetisch medial-dorsal blickende, flach konvexe Gelenkfläche des Condylus sich mit dem Auftreten der Bezahnung aufrichtet und nun, entsprechend dem jetzt der Vertikalen angenäherten Ramus ascendus mandibulae, nach oben blickt. Ganz entsprechend verändert sich auch die transversal-vertikale Stellung der Pars glenoida des Squamosum, die nun horizontal gerichtet, eine deutliche Winkelung zur senkrecht gestellten Temporalschuppe aufweist.

Vor allem die Tatsache, daß in Höhe der Gehörgangsregion (Superficies meatus + Tympanicum) bei allen Hominoidea demgegenüber jetzt noch die schräg lateral-dorsal gerichtete Einstellung annähernd wie in frühontogenetischen Stadien beibehalten wird, zeigt, daß für die scharfe Abwinkelung (zwischen Pars glenoida und Schläfenschuppe in transversal-vertikaler Richtung) im Bereich des Kiefergelenkes kaufunktionelle Momente maßgebend sind.

Dieses unterschiedliche Verhalten der Gelenk- und Gehörgangsregion in transversal-vertikaler Richtung, das phylogenetisch vor allem beim erwachsenen Menschen gegenüber den adulten Pongiden kennzeichnend ist, beeinflußt die Gestaltung der Gelenkgegend außerordentlich (s. unten).

Bei den Individuen mit vollendetem Milchgebiß ist die Pars tympanica mit der Pars petrosa verschmolzen und bildet an der Vereinigungsstelle bei Homo und Gorilla, weniger bei Pan und Pongo, eine deutlich abgesetzte Leiste (Crista petrosa). Diese läuft oral in einen wechselnd großen Fortsatz aus (Proc. styloformis, Proc. supratubalis), der immer in unmittelbarer Nähe des Foramen tubae (Tuba eustachii) gelegen ist und dem Ursprung des M. levator veli dient (van Kampen, 1905) (s. Abb. 1, Facies basilaris). Nach außen hat sich ein knöcherner Gehörgang gebildet, der in seiner Länge (medial-lateral) enge Beziehungen zur Breitenentwicklung der lateralen Schädelbasis hat (s. unten). Während die eigentliche Articulatio temporo-mandibularis beim Menschen und den Pongiden noch sehr einheitlich gestaltet ist (s. oben), zeigen sich im Bereich des Gehörganges schon jetzt deutliche Unterschiede in der morphologischen Ausbildung:

Beim recenten Menschen kommt es im Verlauf der Ontogenie durch das schnellere Ossifizieren der beiden Schenkel des Anulus tympanicus, bei einem Zurückbleiben der zentralen Partie, unter Brückenbildung zu rundlichen Verschlüßhemmungen (Foramen Luschkae), die sich in einem gewissen Prozentsatz zeitlebens erhalten können (s. unten). Demgegenüber ist bei allen übrigen catarrhinen Primaten das Auswachsen des tympanalen Gehörganges einheitlicher, wenn auch hier, wenigstens andeutungsweise, der vordere und hintere Schenkel schneller ossifizieren wie das Zentrum und dadurch der laterale Rand zu gewissen Zeiten ein buchtähnliches Aussehen erhält. Die Reduktion der Wandungsdicke beim recenten Menschen gegenüber den Pongiden ist schon jetzt deutlich.

Während bei den Pongidae und Hylobatidae der tympanale Gehörgang (das Dach wird von der Superficies meatus des Squamosum gebildet) halbröhren- oder dachfirstähnlich gestaltet ist, kommt es bei *Homo rec.* schon bald nach dem Durchbruch der ersten Zähne (individuell wechselnd) zu einer immer ausgeprägteren plattenähnlichen Konfiguration des Tympanicum. Der ursprünglich aborale Rand der Pars tympanica löst sich zunehmend von der Pars mastoidea und wird zu einer freien, scharfen, ventral ragenden Crista tympanica (Weidenreich, 1943), während der orale Rand zusammen mit der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Ebene dorsal wandert. Aus den Sagittalschnitten der Abb. 2, 3 und 5 ist zu ersehen, daß die Haltung der Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung grundsätzlich mit dem Basisoccipitale übereinstimmt und daß die beim Menschen ontogenetisch zunehmende Winkelung zwischen Pars tympanica und Pars glenoidea konform einer solchen zwischen Basisoccipitale und Basisphenoid erfolgt. Eine derart gerichtete Drehung der Pars tympanica um eine transversale Achse (der ventral offene Winkel zwischen Pars glenoidea und Pars tympanica nähert sich immer mehr einem rechten) im Verlauf der Ontogenie findet sich nur beim Menschen, während bei den übrigen Hominoidea eine z. Z. des Milchgebisses angedeutete Knickung zwischen Pars tympanica (oralen und aboralen Rand des tympanalen Gehörganges beachten!) und Kiefergelenk mit steigendem Alter, vor allem bei männlichen Tieren, zunehmend verschwindet. Bei allen Pongidae und Hylobatidae behalten der vordere und hintere Rand des Gehörganges viel weitgehender ihre ursprüngliche Lage bei.

Wenn wir trotzdem auch bei den nichtmenschlichen Hominoidea im Erwachsenenalter eine vielfach ausgeprägte und ziemlich tiefe „Gelenkgrube“ finden, d. h. wenn auch hier eine relativ hohe und steile Vorderwand des Gehörganges die Gelenkfläche hinten (neben dem Proc. art. post.) begrenzt, so vor allem infolge der besonderen morphologischen Ausbildung des tympanalen Gehörganges. Vor allem bei Gorilla finden wir dachfirstähnliche Formen (s. Sagittalschnitte der Abb. 2 und 3), die eine hohe und steile Vorderwand gegen die Fossa glenoidalis abfallend zeigen. Zur Zeit des Milchgebisses ist im vertikalen Abstand zwischen dem am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis und der am meisten ventral ragenden Kante des Gehörganges, d. h. in der Höhe der Vorderwand, zwischen Homo und Gorilla kein grundsätzlicher Unterschied zu finden. Auch Pan und Pongo lassen jetzt noch allgemein einen die Fossa glenoidalis ventral hoch überragenden Gehörgang erkennen, der aber hier prozentual seltener die ausgeprägte Dachfirstform wie bei Gorilla erreicht (s. Sagittalschnitte der Abb. 2 und 3). Wie bei Homo ist auch bei den Pongidae zum Zeitpunkt des vollendeten Milchgebisses eine tiefe „Gelenkgrube“ vorhanden, wobei der Processus articularis posterior auch bei den Großaffen nur unwesentlich in Erscheinung tritt.

Der wesentliche Unterschied zwischen dem Menschen und den Pongiden ist jetzt im Bereich der Gelenkgegend in der feineren morphologischen Gestaltung des tympanalen Gehörganges zu suchen. Auch wenn sich bei den Großaffen eine von medial nach lateral durchlaufende Leiste in ähnlicher Lage wie die Crista tympanica beim Menschen findet, so ist diese hier doch immer nur als Ausdruck der Morphologie des Tympanicum an sich und nicht als eine Folge einer Drehung der ganzen Pars tympanica zu werten. Eine solche „falsche“ Crista tympanica, die zwischen dem oralen und aboralen Rand des tympanalen Gehörganges ausgebildet ist, war bei Gorilla prozentual häufiger vorhanden als bei Pan, Pongo, Hylobates und Symphalangus, entsprechend der bei dieser Gattung häufiger und ausgeprägter vorkommenden dachfirstähnlichen Gestaltung des tympanalen Gehörganges.

Für die Tiefe der „Gelenkgrube“ ist aber vor allem die Tatsache bedeutsam, in welchem Ausmaß sich der Gehörgang über der Fossa glenoidalis erhebt und wie seine Vorderwand gestaltet ist. Hier spielt es tatsächlich eine weniger große Rolle, ob die hohe und steile Wand durch eine echte Winkelung der ganzen Pars tympanica

gegenüber der Pars glenoidea (*Homo rec.*) oder nur durch die besondere morphologische Gestaltung des Gehörganges hervorgerufen wird. Beachtet man nur die Tiefe der „Gelenkgrube“, so findet man bei allen Hominoidea z. Z. des Milchgebisses eine solche und insgesamt sehr ähnliche Verhältnisse: Aus der Tiefe der Fossa glenoidalis erhebt sich vorne eine deutliche Eminentia articularis (die, wenn man so will, auch bei den Pongidae nach Form und Stellung als Tuberculum articulare zu bezeichnen ist), während aboral ein hoch aufragender Gehörgang das Kiefergelenk nach hinten abschließt, neben dem der Proc. art. post. auch bei den Pongidae und Hylobatidae jetzt noch klein erscheint.

Die einheitliche morphologische Gestaltung der Gelenkpfanne und des Gelenkkopfes, die sich bis zur Vollendung des Milchgebisses erhält, zeigt, in Übereinstimmung mit einer sehr ähnlich verlaufenden Umgestaltung des Unterkiefers und des Condylus, daß vorläufig die mechanisch-statischen Bedingungen des Kauapparates noch weitgehend übereinstimmen. Die davon relativ unabhängigen Teile der Regio temporo-mandibularis, so die Form des Gehörganges, die Pneumatisierung und Ausbildung der Pars petrosa, der Pars mastoidea und die Ossifikation des Proc. styloideus usw., sind dagegen jetzt schon in ihren Entwicklungstendenzen bei den einzelnen Gattungen verschieden und können, unter Beachtung einer ausgeprägten Variabilität, für systematische Fragen mit Erfolg verwandt werden.

Erst mit dem Auftreten der Dauerbezahnung ändert sich auch das Bild der Articulatio temporo-mandibularis (Pars glenoidea und Condylus) bei den einzelnen Gattungen charakteristisch.

Der besseren Übersichtlichkeit wegen wird das Kiefergelenk der erwachsenen, recenten **Hominoidea** in systematischer Reihenfolge beschrieben. Um an bekannte Verhältnisse anknüpfen zu können, beginne ich mit dem Menschen.

Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß das Kiefergelenk des **recenten Menschen** in seiner Form und Lage am Schädel und seine Charakterisierung gegenüber den Verhältnissen bei anderen Primaten nur erfolgreich dem Verständnis nähergebracht werden kann, wenn man auf die ontogenetischen Wachstumsraten von Neuro- und Splanchnocranium achtet.

Der Mensch ist gekennzeichnet durch die ontogenetische Spezialisierung des Gehirns bei gleichzeitig reduziertem Kauapparat (Schultz, 1949). Für die ontogenetische Lagekonstanz der Zahn-

bogen unter dem Hirnschädel in sagittaler Richtung ist die von der Geburt an stetig zunehmende Schädelbasiskyphose zu beachten. Sie aber ist weitgehend als eine direkte Folge der Spezialisierung und Differenzierung des Gehirns bei *Homo rec.* anzusehen, die gleicherweise das Bild der Gelenkgegend grundlegend beeinflußt¹.

Die Pars petrosa, die frühontogenetisch mit ihrer ventralen Wand die pharyngeale Fläche des BO nach unten überragte, ist im Verlauf der Ontogenie gegenüber der ba-n-Ebene dorsal verlagert worden (s. Abb. 3 und 5)². Die ventrale Fläche der Pars petrosa stellt beim erwachsenen Menschen eine zackig konturierte, poröse Struktur dar, die eine deutliche Pneumatisierung vermissen läßt. Die Richtung der längsten Achse der Pyramide verläuft, wie in frühontogenetischen Stadien bei allen catarrhinen Primaten, von medial-oral nach lateral-aboral, der auch der Gehörgang folgt und die dementsprechend keine ausgeprägte Winkelung zueinander zeigen (Delattre, 1951, Toldt, 1910, Weidenreich, 1924, 1943).

Das Tympanicum des adulten Menschen ragt im allgemeinen als eine frontal gestellte Platte hinter dem Kiefergelenk auf. Sie ist in der Mehrzahl der Fälle insbesondere im Bereich des Proc. styloideus nach vorne konkav gewölbt, während sie in ihrem lateralen Abschnitt, wenigstens andeutungsweise, in vielen Fällen einen mehr halbröhrenförmigen Eindruck macht (s. Abb. 3 und 7). Die individuelle Variabilität ist sehr ausgeprägt!

Infolge der Drehung der Pars tympanica im Verlauf der Ontogenie und der beim Menschen wenig ausgebildeten Pneumatisierung der Pauken- und ihrer unmittelbaren Nebenhöhlen ist das Tympanicum an seiner Vereinigungsstelle mit der Pars petrosa durch eine abgesetzte, gratförmige Crista petrosa ausgezeichnet, die vorne in einen meist kleinen, nicht geblähten Proc. styloformis ausläuft. Nach außen geht diese Kante unmittelbar in die Crista tympanica über, die jetzt infolge der ontogenetischen Drehung, den ursprünglich aboralen Rand des Tympanicums darstellt. Crista petrosa und Crista tympanica haben als unterschiedliche Bezeichnungen rein deskriptiven Wert. Beide gehen im Bereich der zungenförmigen Vagina Proc. styloideus ohne Grenze ineinander über.

Die Länge des knöchernen Gehörganges ist beim *rec.* Menschen deutlich reduziert. Sie beträgt bei Adulten im Mittel 25% der halben Schädelbasis-

¹ Weidenreich (1924, 1941, 1943 u. a.) hat auf die engen Beziehungen zwischen Gehirnentwicklung, Haltung der Schädelbasis und Kiefergelenk hingewiesen. Er führt die menschlichen Merkmale aber ursächlich auf die Erwerbung des aufrechten Ganges zurück.

² Untersucht man aber die vertikalen Lageverhältnisse gegenüber dem BS (indem man die Schädel auf die Ebene des Planum sphenoidaleum orientiert), so sieht man, daß die Pyramide, der orale Rand des Tympanicum und die Fossa glenoidalis eine rel. konstante Lage gegenüber der Sella turcica ontogenetisch und phylogenetisch beibehalten und daß der Eindruck einer dorsalen Verlagerung dieser Abschnitte beim erwachsenen Menschen eine unmittelbare Folge der ontogenetisch zunehmenden Schädelbasiskyphose ist.

breite (ba-au), gegenüber 40 bis 50 % bei den Pongiden. Die Reduktion des knöchernen Gehörganges wird neben der geringeren Dicke der Wandung auch dadurch illustriert, daß seine Entwicklung beim Menschen, gemessen am jeweiligen Zahnstatus, sich über einen viel längeren Zeitraum erstreckt wie bei den übrigen catarrhinen Primaten und daß man auch bei Erwachsenen relativ häufig rundliche Verschlüßhemmungen (Foramen Luschkae) findet (nach Bürkner (1878) in 19,2 %; nach Martin (1928) in 16 %; nach Möller-Holst (1932) in 19,5 bzw. 53 %; nach Sicher (1949, 1951) in 20 %; nach eigenem Material [s. Tab. 1] in 11 %).

Die Pars squamosa ist beim erwachsenen Menschen in transversal-vertikaler Richtung immer sehr deutlich in eine Pars verticalis (Schläfenschuppe) und eine horizontal gestellte Pars glenoidea unterschieden, der sich aber, entgegen den Verhältnissen bei den erwachsenen Pongiden, eine ebenfalls horizontal gelagerte Superficies meatus nach hinten anschließt (s. Abb. 3).

Infolge der größeren ontogenetischen Wachstumsraten des Gehirns (gegenüber dem Gesicht) — vor allem infolge der starken Vergrößerung der Großhirnhemisphären — bleiben Kiefergelenk und Gehörgang immer unterhalb dem Hirnschädel gelegen, und beide Abschnitte divergieren bei Erwachsenen nicht in transversal-vertikaler Richtung zueinander, wie es, durch die entgegengesetzten Verhältnisse bedingt, bei den Pongiden der Fall ist.

Durch den Processus art. post. vom Gehörgang getrennt, liegt im Bereich der Jochbogenwurzel das in seinen Hauptkennzeichen schon z. Z. des Milchgebisses ausgebildete Kiefergelenk. Mit dem Zahnwechsel hat sich die Eminentia articularis etwas an Fläche, vor allem aber an Höhe vergrößert, wodurch die Fossa glenoidalis in sagittaler Richtung immer mehr eingeengt worden ist. Sie hat bei Erwachsenen nur noch in Ausnahmefällen eine rundliche Umrißform. Gewöhnlich ist sie mehr oder weniger queroval, aber hier immer noch ziemlich geräumig. Eine lateral vom Proc. art. post. zur Eminentia articularis verlaufende Leiste begrenzt die Fossa glenoidalis in 70 % nach außen. In den restlichen Fällen ist sie, außen offen, rinnenförmig.

Hält man den Schädel mit der Basis dem Beschauer zugekehrt, so erkennt man, daß die Fossa glenoidalis mit ihrem längsten Durchmesser in der großen Mehrzahl erwachsener Individuen (88 %) medial-aboral gestellt ist, die Achsen beider Seiten also einen nach vorne offenen Winkel bilden. Nicht nur der Winkel an sich, auch die Stellung der beiden Seiten zur Schädellängsachse kann individuell stark variieren. In 12 % fanden sich beiderseits absolut transversal

orientierte „Gelenkgruben“, Verhältnisse, wie sie prozentual bei den Pongidae häufiger sind, während die Hylobatidae wiederum eine deutliche Konvergenz beider Achsen nach hinten zeigen.

Die Geräumigkeit der Fossa glenoidalis in oral-aboraler Richtung beim Menschen wird in der Literatur immer wieder hervorgehoben. Vergleicht man die Verhältnisse ontogenetisch und phylogenetisch an der Primatenreihe, so zeigt sich, daß die Länge der Fossa glenoidalis (oral-aboral) in % der ganzen Gelenklänge beim Menschen durchschnittlich am größten ist, daß aber unter den Hominoidea der Gorilla in diesem Verhalten dem Menschen sehr nahekommt (s. Fig. 1). Ausschlaggebend für die Geräumigkeit der Fossa glenoidalis sind kaufunktionelle Momente. Infolge der Walzenform der Condylen muß bei transversalen Exkursionen der Mandibula der am Ort (in der Fossa glenoidalis) verbleibende Gelenkkopf zur Drehung um seine senkrechte Achse genügend Spielraum haben. Diese Drehung wird durch eine steil ansteigende Eminentia articularis und eine hohe und steile Gehörgangsvorderwand behindert, die aber, wie früher gezeigt wurde, in ihrer Haltung zueinander von der Knickung der Basis und der besonderen Gestaltung des tympanalen Gehörganges bedingt sind. Dementsprechend finden wir auch bei den Pongidae immer dann eine geräumige Fossa glenoidalis, wenn diese beiden Momente erfüllt sind, wie es aus Gründen der Lage und Gehörgangsgestaltung bei allen jugendlichen Großaffen und häufig bei erwachsenen weiblichen Gorillas der Fall ist. Bei niedriger und schräg ansteigender Gehörgangsvorderwand bzw. flacher und langsam ansteigender Eminentia articularis wird der sich um seine senkrechte Achse drehende (am Ort verbleibende) Gelenkkopf nicht behindert, und dementsprechend ist hier die Fossa glenoidalis in oral-aboraler Richtung kurz.

Hier kommt der Ausbildung des Discus articularis eine besondere Bedeutung zu. Beim Menschen tendiert dieser dahin, die Unebenheiten der Gelenkfläche auszugleichen (Lubosch, 1906 a). Nach Bluntschli (1929 a) ist beim Orang-Utan der Meniscus dünner wie beim Menschen, und es bestehen keine besonderen Unterschiede in der Dicke¹. Es zeigt diese Gestaltungsdivergenz, daß die große Tiefe der „Gelenkgrube“ beim recenten Menschen, die ja vor allem durch die sagittale Drehung der Pars tympanica gegenüber der Pars glenoidica hervorgerufen wird, in kauphysiologischer Hinsicht ungünstig geworden ist und durch eine besondere Konfiguration des Meniscus ausgeglichen wird. Es ist dies eine Bestätigung der Ansicht, daß Pars glenoidica und Pars tympanica in ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entwick-

¹ Dasselbe gilt nach eigenen Untersuchungen auch für niedere Ostaffen.

lung relativ unabhängig sind. Dabei ist die Pars glenoida gestaltungsmäßig sehr eng an die jeweiligen mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates, in ihrer Haltung an das BS gebunden, während das Tympanicum viel engere Beziehungen zum Hirnschädel und zum BO hat (s. unten).

In funktioneller Hinsicht ist der Mechanismus der *Articulatio temporomandibularis* beim Menschen und den Großaffen weitgehend derselbe. Alle zeigen die freie Exkursionsmöglichkeiten des Unterkiefers in allen drei Richtungen des Raumes¹. Letzten Endes maßgebend für die unterschiedliche Gestaltung des *Discus articularis* zwischen *Homo* und *Pongo* ist also die starke Knickung der Schädelbasis bei *Homo rec.*, die bei ihm zu einer derartig tiefen „Gelenkgrube“ führt.

Beim erwachsenen Menschen wird die *Fossa glenoidalis* vorne von einer *Eminentia articularis* begrenzt. Wie schon Todd (1930) hervorgehoben hat, gilt dies nur in morphologischer, keinesfalls in funktioneller Hinsicht, denn die schräg aus der *Fossa glenoidalis* oral-ventral ansteigende *Eminentia articularis* ist hier die eigentliche Bewegungsbahn für die Condylen und spielt bei allen transversalen und propalinalen Exkursionen des Unterkiefers sowie bei den Öffnungs- und Schließungsbewegungen (Drehgleiten) eine funktionell wichtige Rolle.

Die *Eminentia articularis* zeigt bei erwachsenen Menschen die verschiedensten Umrißformen, die sich in vielen Fällen gegenüber der *Fossa glenoidalis* nicht scharf abgrenzen lassen. Beide bilden eben eine funktionelle Einheit, die Gelenkpfanne. Mittels einer gewissen Schematisierung kann man unterscheiden:

sichelförmige	in 57 %
nach vorne zungenförmig ausladende	in 16 %
querovale, meist deutlich gegen die <i>Fossa glenoidalis</i> abgegrenzte	in 27 %

Bei Anwendung eines solchen generalisierenden Verfahrens darf man aber nie außer acht lassen, daß im Bereich des Kiefergelenks immer eine auffällig große Variabilität besteht und kein Individuum in allen Einzelheiten dem anderen gleicht. Bluntschli und Schreiber (1929) haben sicher mit Recht darauf hingewiesen, daß ein individueller Faktor bei der Kiefergelenkgestaltung eine wesentliche Rolle spielt. Zweifellos hat man hier neben kaufunktionellen und statischen Momenten vor allem auch die ontogenetischen Entwicklungstendenzen des Neurocranium und der einzelnen Schädel-

¹ Die Ansicht von Korn und Riethe (1955), daß nur beim Menschen eine kombinierte Funktion, bei den Affen dagegen mit reinen Scharnierbewegungen zu rechnen sei, ist unrichtig.

basiselemente (vor allem des Os temporale) im Auge zu behalten. Erst die Kombination aller dieser Tendenzen prägt die Kiefergelenkgegend der Primaten.

Der Längen-Breiten-Index der Eminentia articularis (Länge in Prozent der Breite) liegt beim erwachsenen Menschen im Mittel um 50, d. h., die Eminentia articularis ist durchschnittlich doppelt so breit wie lang. Bei den Pongidae unterscheidet sich Gorilla nur wenig von Homo rec. (hier aber Folge einer sehr ausgeprägten Verbreiterung), während bei Pongo (63) und noch mehr bei Pan (65) die Eminentia articularis relativ länger geworden ist. Die Variabilität ist aber bei allen Gattungen sehr beträchtlich, und ein gleiches gilt für den Längen-Breiten-Index der ganzen Gelenkpfanne (Fossa glenoidalis + Eminentia articularis). Im Mittel beträgt die Länge des Kiefergelenkes in Prozent der Breite bei:

Homo rec.	95	Pongo	97
Gorilla	93	Hylobates ...	130
Pan	103	Symphalangus	108

Von wesentlich funktioneller Bedeutung ist die Höhe der Eminentia articularis, d. h. der vertikale Abstand des am weitesten ventral ragenden Punktes dieser Bewegungsfläche gegenüber dem am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis, senkrecht zur projizierten Kauflächenebene bestimmt (s. Abb. 1). Mit Ausnahme der vor kurzem erschienenen Arbeit von Ashton und Zuckerman (1954) über die Fossa mandibularis beim Menschen und den Pongiden wurde bisher in der Literatur in der Regel darauf hingewiesen, daß eine Eminentia articularis bei den „Affen“ fehle und daß dieses Merkmal typisch menschlich sei. Schon bei der Besprechung der jugendlichen Stadien der Hominoidea habe ich darauf hingewiesen, wie unrichtig diese Ansicht ist.

Die Höhe der Eminentia articularis oder in der menschlichen Anatomie auch Tuberculum articulare benannt, wurde beim Menschen rein morphologisch von Keilson (1904), Kieffer (1907/08), Lubosch (1906 b), Schwarz (1922) u. a. untersucht. Da alle Autoren mit Begriffen wie hoch, mittel und niedrig operieren, ist eine vergleichende Auswertung ihrer Ergebnisse nicht möglich. Immerhin geht aus diesen Arbeiten hervor, daß eine sehr ausgesprochene Variabilität in diesem Merkmal beim erwachsenen Menschen vorhanden ist.

Tabelle 2. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei *Homo recens* (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge

(Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene)

Altersstadien	Anzahl	Höhe d. Eminentia articularis	Höhe der medialen Begrenzung	Höhe d. Proc. art. post.	Höhe d. Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
inf. I	11	0,0	4,9	3,6	—
inf. II	17	1,8	7,7	5,3	18,0
juv. I	15	2,8	6,6	6,4	21,0
juv. II	27	3,2	6,9	6,6	23,0
adult	115	5,3	8,4	6,1	22,0
Min.		1,8	4,0	2,5	13,5
Max.		8,8	12,7	9,8	29,8
♀	18	4,7	8,8	6,1	23,0
♂	40	6,6	9,1	6,1	21,5
wenig abgek.	67	5,5		6,4	
stark abgek.	28	4,9		5,5	
Mol. fehlen	14	7,6		4,1	
Atrophie I	3	9,7		4,0	
Atrophie II	3	3,0		3,0	

In Tab. 2 ist die ontogenetische Entwicklung der Eminentia articularis beim recenten Menschen dargestellt¹. Es wird aus dieser Aufstellung ersichtlich, daß, in Übereinstimmung mit dem morphologischen Bild, sich erst mit dem Auftreten der Bezahnung eine

¹ Zur Berechnung der Höhe der Eminentia articularis wurde an den mit dem Schwarzschen Stereographen gewonnenen Sagittalschnitten die Kauflächenebene durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis (ti. d. Fossa glenoid.) projiziert (s. Abb. 1) und von dieser Grundebene (pKE) aus der senkrechte Abstand des am weitesten ventral ragenden Punktes der Eminentia articularis bestimmt. Die erhaltenen Werte wurden, da es sich um ontogenetisch-phylogenetische Vergleiche handelt, in Prozent der ba-n-Länge ausgedrückt. „Höhe“ bedeutet im folgenden daher immer einen Niveauunterschied in ventraler Richtung gegenüber dem ti. der Fossa glenoidalis.

Eminentia articularis entwickelt (s. a. Abb. 2 und 3), die in direktem Zusammenhang mit der Vervollständigung des Gebisses gegenüber der Fossa glenoidalis an Höhe gewinnt. Bei erwachsenen Menschen mit voller Bezahnung findet man durchschnittlich die höchste Eminentia articularis bei solchen Individuen mit nicht oder nur wenig abgekauten Zähnen, während eine starke Abschleifung zu einer Verflachung des Tuberculum articulare führt (s. Tab. 2). Wild und Bay (1945) konnten zeigen, daß diese Verflachung mit Veränderungen der Höhe und Stellung des Unterkieferastes einhergeht, und auch Sullivan (1917) teilt die Meinung, daß die Variationen auf funktioneller Grundlage beruhen. Auch nach den Erfahrungen der Kieferorthopädie ist es nicht zweifelhaft, daß Höhe und Ausbildung der Eminentia articularis ganz wesentlich den funktionellen Erfordernissen des Kauapparates angepaßt sind (Rehm, 1947), eine Tatsache, die für die ganze Primatenreihe gilt.¹

In höherem Alter führt der vollständige Zahnverlust zu einem Gelenkumbau, der sich in einem Teil der Fälle in einer vom durchschnittlichen Verhalten abweichenden weiteren Verflachung des Tuberculum articulare äußert (s. Tab. 2, Atrophie II), bei anderen dagegen zu einer übersteigerten Überhöhung führt (Atrophie I). Eine vom durchschnittlichen Verhalten abweichende Erhöhung der Eminentia articularis findet man auch bei einem teilweisen oder vollständigen Verlust der Backenzahnreihen. Nach Schröder (1927) und Steinhardt (1936) kommt es nach Ausfall der hinteren Zahnreihen zu einem Zurücksinken des Unterkiefers, so daß die Gelenkköpfe bei geschlossenem Munde nicht mehr gegen den abfallenden hinteren Abschnitt der Eminentia articularis anstehen, wie es bei erhaltenem Gebiß die Regel bedeutet, sondern unphysiologisch in die Tiefe der Fossa glenoidalis absinken.

Die ontogenetische Entwicklung der Eminentia articularis beim Menschen zeigt, daß in engem Zusammenhang mit der Differenzierung des Gelenkkopfes, der Ausbildung des Unterkieferastes und des Gebisses, ihre Ausbildung vorwiegend kaufunktionell bedingt ist und daß für die individuellen Unterschiede, die von Mensch zu Mensch verschiedenen „eingefahrenen“ Kaubewegungen eine wesentliche Rolle spielen. Für alle feiner differenzierten Bewegungen des Unterkiefers ist aber die Masseter-Pterygoideusschlinge (neben dem Pteryg. ext.) von besonderer Bedeutung.

¹ Über Zusammenhänge zwischen Form und Funktion des Kiefergelenkes s. Fearnhead, Shute und Bellairs (1955).

Die bei allen Primaten (Ausnahme *Daubentonia*) von der Jochbogenwurzel gebildete, weil innerhalb der Gelenkkapsel gelegen, auch funktionell wichtigste hintere Begrenzung für die Condylen, wird durch den *Processus articularis posterior* dargestellt. Bei *Homo rec.* ist er in frühontogenetischen Stadien, gegenüber dem der *Pongidae*, noch relativ kleiner. Er gewinnt aber mit steigendem Alter relativ an Höhe (in Prozent der *ba-n*-Länge) und stellt beim erwachsenen Menschen einen wechselnd breiten, an der Spitze rundlich abgestumpften Kegel dar. Mit breiter Basis begrenzt er den lateral-hinteren Teil der *Fossa glenoidalis* und zeigt in einem Teil der Fälle enge Anlehnung an die steil aufragende Wand des Gehörganges, mit der er sich, in verschiedenem Ausmaß bei den einzelnen Individuen, ossifizierend verbindet.

Infolge dieser engen Anlehnung und der Verschmelzung mit dem *Tympanicum*, die aber in einem Teil der Fälle auch derart fehlen kann, konnte beim Menschen der Eindruck entstehen, als sei dieser Fortsatz gegenüber den Verhältnissen bei den *Pongiden* nicht nur klein, sondern überhaupt verlorengegangen, wie Ehgartner (1950) und Kälin (1949, 1955) annehmen. Hinzu kommt, daß vom *Proc. art. post.*, der in der Regel schräg nach außen-vorn gestellt ist, eine Leiste gegen den lateralen Rand der *Eminentia articularis* zieht und dadurch seine Existenz noch mehr verschleiert wird. Untersucht man diese Verhältnisse ontogenetisch und phylogenetisch einheitlich, so zeigt sich, daß sowohl in frühontogenetischen, jugendlichen wie erwachsenen Stadien sein Fehlen beim Menschen zu den größten Ausnahmen gehört. Kieffer (1907/08), der die entsprechenden Angaben in der Literatur zusammengefaßt hat, kommt auf Grundeigener Untersuchungen zu dem gleichen Ergebnis. Eine metrische Analyse läßt zudem erkennen, daß durchschnittlich der recente Mensch im Erwachsenenalter sich in der relativen Höhe des *Proc. art. post.* nicht vom Verhalten der Großaffen unterscheidet und daß bei allen Gattungen die Variabilität ganz außerordentlich ist (vgl. Tab. 2, 3, 4 und 7).

Es ist das beim erwachsenen Menschen und den *Pongiden* verschiedene Bild des hinteren Abschlusses des Kiefergelenkes keinesfalls auf ein Fehlen des hinteren Begrenzungspfegers beim Menschen und auch wenn man die Größe der Gelenkpfanne beachtet, nicht durch eine geringere Höhe des *Proc. art. post.* bedingt. Maßgebend ist das Verhalten des *Tympanicum*, das bei *Homo rec.* gegenüber den *Pongidae* im Erwachsenenalter in seiner Haltung und Stellung zum Gelenk wesentliche Unterschiede zeigt.

Wenn ich oben betont habe, daß ein kongenitales Fehlen des Proc. art. post. selten ist (ich habe es an meinem Material nie bei vollbezahnten Individuen gefunden), so müssen für die häufig nur noch rudimentären Formen bei sehr alten Individuen mit Totalathrophie der Alveolarbogen andere Gründe gesucht werden. Kieffer (1907/08) hat darauf aufmerksam gemacht, daß hier der Proc. postglenoidalis aus funktionellen Gründen sekundär abgeschliffen worden sei (s. Tab. 2). Grundsätzlich ist aber auch bei vollbezahnten Individuen die Variabilität in Form, Größe, Höhe und Stellung außerordentlich beträchtlich. Dies gilt wie für den Menschen auch für die Pongiden.

In diesem Zusammenhang sei auch noch auf jene bei senilen Individuen relativ häufig vorzufindenden lochartigen Defekte der Tympanalplatte beim Menschen hingewiesen, die vielfach als rein traumatisch bedingte Schleifusuren angesehen werden. Die bei solchen Schädeln im ganzen Bereich der Schädelbasis und am übrigen Skelett vorhandenen Knochenresorptionserscheinungen dürfen hier nicht außer acht gelassen werden, weil die Defekte oft genau an derselben Stelle gefunden werden, wo bei einem Teil der Erwachsenen bei völlig normaler, vollständiger Bezahnung nie ein Verschluß der tympanischen Platte erfolgt (s. o.) und wo bei einer weiteren Anzahl von Individuen nur eine papierdünne Wand das Foramen Luschkae bedeckt. Daß funktionell bedingte Defekte am Gehörgang überhaupt erst nach Abschleiß des Proc. art. post. auftreten können, hat Kieffer (1907/08) gezeigt.

Als funktionelle Begrenzung der Condylen in transversaler Richtung ist die medial-ventral aufgewölbte Pars entoglenoidea des Squamosum von Bedeutung. Beim Menschen findet sie Anlehnung an das Alisphenoid, dessen Spina angularis in vielen Fällen den am weitesten ventral ragenden Punkt darstellt. Eine echte Beteiligung des Alisphenoid an der Gelenkfläche ist jedoch fraglich, da die Gelenkkapsel im Bereich der Sutura sphenosquamosa angeheftet ist (Sicher, 1951). Sarasin (1922) gibt an, daß bei Neukaledoniern und Loyalty-Insulanern in 46 % eine Spina angularis beteiligt gewesen sei. Das gilt aber, wie gesagt, sicher mehr morphologisch wie funktionell. Sonst ist das Keilbein entweder dadurch von der Gelenkgrube abgeschlossen, daß ein zungenförmiger Fortsatz der Pars entoglenoidea sich in die gleiche Ebene mit dem Alisphenoid verschiebt oder daß eine Crista glenoidea interna (Sarasin) die Gelenkfläche medial begrenzt. Auf die Höhe der medialen Begrenzung der Gelenkpfanne (s. Tab. 2) werde ich später zurückkommen. Hier sei nur auf die Variabilität aufmerksam gemacht.

Wie oben erwähnt, wird der Abschluß der Gelenkfläche hinten beim erwachsenen Menschen durch die steil aufgerichtete, platten-

ähnliche Wand des Gehörganges so überaus charakteristisch. Der tiefere oder flachere Eindruck der „Gelenkgrube“ ist ganz ausschlaggebend an das jeweilige Verhalten dieser Vorderwand gebunden. Auf Grund der ontogenetischen Haltungsänderung der Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung wird der ursprünglich aborale Rand des Tympanicum zu einem ventralen, der orale zu einem dorsalen, weil, eng gekoppelt mit der Haltungsänderung von Basioccipitale und Basisphenoid, die Fossa glenoidalis ontogenetisch gegenüber der ba-n-Ebene dorsal wandert, wobei der ursprünglich orale Rand des Tympanicum nach oben mitgenommen wird, während der aborale Rand seine Lagebeziehungen zum Basion beibehält und durch die zunehmende Schädelbasiskyphose zu einem freien ventralen wird. Ob man von einer Verlagerung der Fossa glenoidalis und der Sutura tympano-squamosa (bzw. petro-tympanica) nach oben spricht, oder von einer ventralen Verlagerung des Basion und des aboralen Randes des Tympanicum, hängt ganz davon ab, ob man Basioccipitale oder Basisphenoid eine ontogenetische Lagekonstanz zubilligt. Darauf kommt es aber hier nicht an, daher wird die Lage der Fossa glenoidalis und die des Tympanicum gegenüber der ba-n-Ebene beurteilt bei gleichzeitiger Beachtung der Haltung von BO und BS.

Wichtig für unsere Fragen ist, daß ontogenetisch und phylogenetisch die Pars glenoidea in Lage und Richtung grundsätzlich mit dem Basisphenoid übereinstimmt, das Tympanicum dagegen mit dem Basioccipitale und daß somit die sonderheitliche Gelenkgestaltung beim erwachsenen Menschen unmittelbar eine Frage nach den Ursachen der menschlichen Schädelbasiskyphose ist. Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß die Ansicht, die Gelenkpfannen des Kiefergelenkes seien durch irgendwelche besonderen mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates in den Hirnschädel hineingedrängt worden, nicht den Tatsachen entspricht. Das Primäre ist die sonderheitliche Entwicklung der menschlichen Schädelbasiskyphose. Sie ist maßgebend für die sonderheitliche Gestaltung der Gelenkgegend und die Lage der Fossa glenoidalis gegenüber dem Basion in vertikaler Richtung.

In Tab. 2 ist die Höhe des Gehörganges, d. h. der vertikale Abstand der Crista tympanica vom ti. d. Fossa glenoidalis in ihrer Entwicklung beim Menschen angegeben. Vergleichen wir diese Reihe mit den Pongiden, so sehen wir, daß einzig beim Menschen

die Gehörgangsvorderwand mit steigendem Alter höher wird, bei den Pongiden dagegen eine Einebnung erfährt, nachdem sie hier z. Z. des Milchgebisses ihre höchsten Werte zeigte. Es sind diese unterschiedlichen Verhältnisse eine direkte Folge der jeweiligen ontogenetischen Schädelbasisentwicklung, auf die später zurückzukommen ist (s. a. Biegert). Entgegen allen übrigen Hominoidea sind Geschlechtsunterschiede in der Höhe des Gehörganges über der Fossa glenoidalis beim Menschen nicht signifikant. Sie werden durch die individuelle Variabilität weit übertroffen.

Der bewegliche Teil der *Articulatio temporo-mandibularis* ist der Gelenkkopf des Unterkiefers. Er ist in seiner Stellung und Gestaltung den jeweiligen funktionellen und statischen Gegebenheiten des Kauapparates angepaßt.

Die Condylen des erwachsenen Menschen bestehen aus zwei querovalen Walzen, die in Richtung ihrer längsten Achsen medial-aboral konvergieren. Beide bilden zusammen den nach vorn offenen horizontalen Neigungswinkel, der nach Rasche (1913) im Mittel 148 Grad beträgt, aber zwischen 115 und 190 Grad, also sehr beträchtlich variieren kann. Die Dicke (oral-aboral) des Condylus beträgt bei Erwachsenen in Prozent der Breite im Mittel 41 %, doch ist auch dieses Verhältnis sehr variabel (28 bis 56 %), denn Breite und Dicke stehen in keinem unmittelbaren Verhältnis (s. unten).

Als ziemlich konstante Eigenart kann man an dem bikonvexen Gelenkkopf unterscheiden:

1. eine vordere, ventral-oral abgeschrägte Fläche. Sie ist die eigentliche (und einzige!) Gelenkfläche des Unterkiefers in sagittaler Richtung beim recenten Menschen und artikuliert mit der *Eminentia articularis* der Gelenkpfanne (s. Sagittalschnitt der Abb. 3);

2. demgegenüber hat die hintere, steil nach unten abfallende Fläche keinen Anteil an der Artikulation des Gelenkes und ist dementsprechend auch nicht mit Knorpelgewebe überzogen (Braus, 1932). Die Gelenkfläche des Condylus ist also beim erwachsenen Menschen oral-dorsal gerichtet und unterscheidet sich hierin grundsätzlich vom Verhalten in frühontogenetischen Stadien. Diese ontogenetische Stellungsänderung der Gelenkfläche des Gelenkkopfes in sagittaler Richtung, wie ich sie früher eingehend geschildert habe, ist unmittelbar an das Auftreten der Zähne und die Differenzierung der Kaumuskulatur gebunden und dementsprechend eine onto-

genetische Entwicklung kaufunktioneller Natur, von der auch die Entstehung und Ausbildung der *Eminentia articularis* abhängt.

3. Schließlich ist die Gelenkfläche des Gelenkkopfes in der Mehrzahl der Fälle bei Erwachsenen in transversaler Richtung unterteilt, und zwar in einen medialen, nach innen — oben blickenden Abschnitt und einen lateralen, nach oben oder außen — oben gerichteten Anteil, die beide in der Regel ohne scharfe Grenze ineinander übergehen. Auch diese Flächendifferenzierung entwickelt sich erst im Verlauf der Ontogenie, und zwar wiederum dann, wenn transversale Exkursionen der Mandibula bei der Nahrungsverarbeitung eine wichtige Rolle zu spielen beginnen. Schröder (1927) und Schwarz (1922) weisen darauf hin, daß der laterale Abschnitt vor allem für den Vorschub, die nach innen — oben gerichtete Fläche für mahlende Bewegung von besonderer Bedeutung sei. Dieser Ansicht steht nicht die Tatsache entgegen, daß wir auch bei Erwachsenen in 20 % in transversal-vertikaler Richtung völlig gleichmäßig konvex gewölbte Konturen finden, denn es ist bekannt, daß verschiedene Individuen verschiedene Kaubewegungen bevorzugen.

Auf morphologische Bildungen des Gelenkkopfes beim Menschen, die Hrdlicka (1941) als „double condyles“ beschrieben hat und die ursächlich auf Ossifikationsstörungen oder Gefäßaberrationen hinweisen, kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur angedeutet, daß solche Konfigurationen auch beim untersuchten Großaffenmaterial vorkamen und nach Schwarz (1922) bei *Macropus giganteus* und *Erinaceus europaeus* angetroffen werden.

Fassen wir kurz die wesentlichen generellen Entwicklungstendenzen beim Menschen zusammen:

Von großer Bedeutung für das Bild der *Articulatio temporo-mandibularis* sind die Haltungs- und Stellungsänderungen der *Pars glenoidea*, *Pars tympanica* und des *Condylus*, die sich in allen drei Ebenen des Raumes im Verlauf der Ontogenie abspielen. Im Bereich der *Pars glenoidea* und der Condylen sind kaufunktionelle Momente, die sich mit dem Auftreten der Bezahnung und der Differenzierung der Muskulatur ändern, ausschlaggebend. Im einzelnen sind die *Eminentia articularis* und die Gelenkfläche des *Condylus* Bildungen, die in ihrer Form, Stellung und Größe direkten Zusammenhang untereinander (funktionelle Einheit) und enge Beziehungen zu den ontogenetisch auftretenden transversalen, d. h. mahlenden Kaubewegungen haben. Die funktionelle Einheit von *Eminentia articularis* und *Condylus* betont Bluntschli (1930), wird aber auch

durch die Untersuchungen von Steinhardt (1935/36) am Menschen sowie Görke (1904) an Anthropomorphen erläutert.

Insgesamt läßt sich sagen: Direkt funktionell bedingt und daher erst im Verlauf der Ontogenie in enger Abhängigkeit von der Gebißentwicklung auftretend sind:

1. Die Ausbildung einer Pars horizontalis im Bereich der Pars squamosa (Pars glenoidea) (s. Frontalschnitte der Abb. 2).

2. Die Unterteilung der ursprünglich in sagittaler Richtung seichten, grubenförmigen Gelenkpfanne in eine dorsal konkave Fossa glenoidalis und eine davor anschließende, ontogenetisch neu auftretende, ventral konvexe Eminentia articularis, die mit zunehmender Vervollständigung des Gebisses an Höhe und Fläche gegenüber der zuerst vorhandenen Fossa glenoidalis gewinnt (s. Abb. 2, 3 und 5).

3. Eine im Bereich des Unterkiefers zunehmende Winkelung zwischen Kieferkörper und Unterkieferast mit gleichzeitiger Ausbildung eines flächenhaften Angulus mandibulae. Durch die Aufrichtung des Astes, die mit einer ontogenetischen Verlagerung und Stellungsänderung der Zahnbogen gegenüber dem BS einhergeht (s. Biegert), wird der Gelenkkopf und damit das Kiefergelenk zunehmend gegenüber der Kaufläche überhöht.

4. Ein Verschwinden der medial offenen Abknickung im Bereich des Halses des Condylus durch Aufrichtung des Condylus und einer zunehmenden Vertikalstellung des Ramus ascendens (s. Frontalschnitte der Abb. 2).

5. Ein Neuauftreten einer Knickung im Bereich des Halses nach vorne infolge der sagittalen Stellungsänderung des Gelenkkopfes, der seine Richtung mit dem Auftreten der Zähne und der zunehmenden Differenzierung der Kaumuskulatur von hinten oben nach vorn oben wechselt (s. Sagittalschnitte der Abb. 2 und 3).

Die wesentliche Tatsache ist, daß die Veränderungen am Gelenkkopf und im Bereich der Pars glenoidea Hand in Hand gehen. Dies gilt auch für die feinere Differenzierung der Gelenkfläche des Condylus in transversal-vertikaler Richtung (s. oben), die ihren funktionellen Gegenpart bei Erwachsenen in der Eminentia articularis und nicht in der Fossa glenoidalis findet.

Gegenüber diesen vorwiegend funktionell abgestimmten ontogenetischen Veränderungen der Regio temporo-mandibularis, die an Gebiß und Kaumuskulatur gebunden sind, ist die Höhe und Stellung der Vorderwand des Gehörganges, die ja morphologisch

ebenfalls einen wichtigen Gestaltungsfaktor darstellt, davon unabhängig. Ihre plattenähnliche Konfiguration beim erwachsenen Menschen ist eine Folge der ontogenetisch zunehmenden Schädelbasiskyphose, die wiederum weitgehend mit der ontogenetischen Spezialisierung und Differenzierung des Gehirns zusammenhängt (s. unten).

Schon ein grober Vergleich der Abb. 1, 2 und 3 läßt erkennen, daß die ontogenetische Entwicklung des Gehirn- und Gesichtsschädels bei **Gorilla** anders verläuft wie bei *Homo rec.* Hier finden wir, vor allem vom Beginn des Zahnwechsels an, ein außerordentliches Wachstum des Freßapparates, der, bei männlichen Tieren besonders ausgeprägt, nicht nur das Gesicht wesentlich von dem des Menschen abweichen läßt, sondern auch die Lagebeziehungen von Neurocranium und Splanchnocranium im Verlauf der Ontogenie verändert (Schultz, 1927, 1950 b). Für die Ausbildung des Schädels, der Schädelbasis im besonderen und der *Articulatio temporo-mandibularis* ist die Tatsache von größter Bedeutung, daß auf der einen Seite der Gehirnschädel schon früh in der Ontogenie seine endgültige Größe erreicht, andererseits aber der Gesichtsschädel, in engem Zusammenhang mit der Ausbildung des Gebisses, eine enorme Vergrößerung erfährt, die sich zeitlich bis zum vollständigen Durchbruch der Canini erstreckt. Das Auftreten des Sagittalkammes wird direkt durch die Querschnittsvergrößerung des Temporalis verständlich (Hofer, 1953; Mollison, 1919), während für die Ausbildung eines Torus supraorbitalis auch die mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates zu beachten sind. Infolge der Stellung der Zahnbogen, der Einstrahlungsrichtung von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge und der Lagebeziehungen zwischen Hirnschädelkalotte und Gesichtsschädel werden die im Bereich der Backenzahnreihe auftretenden Druckkräfte beim Kaugeschäft über das Gaumengewölbe, die vorderen Jochbogenpfeiler, den Stirnnasenpfeiler und die Orbitaumrandungen weitgehend durch die balkonähnliche Gestaltung des Torus supraorbitalis, also im Bereich des Gesichtsschädels aufgefangen. Auf die starken Druckkräfte im Backenzahnbereich deuten auch die hohen, säulenförmigen Proc. pterygoidei hin, die ihrerseits wiederum Beziehungen zur medialen Schädelbasis haben. Die beim erwachsenen Gorilla stark divergierenden Hauptzugkomponenten von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge (vor allem bei männlichen Tieren) sind für Gestaltung der Gelenkfläche der Unterkiefercondylen von großer Bedeutung.

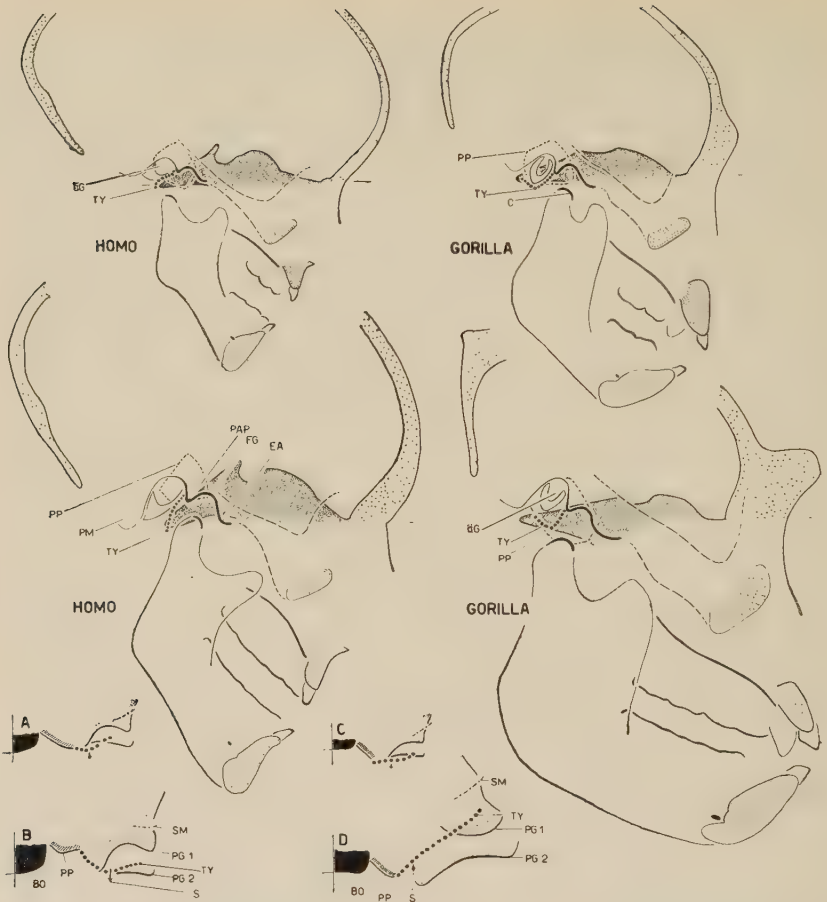


Abb. 3. Jugendliche und erwachsene Stadien von Homo, Gorilla und Pongo (etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe) (Darstellungsmethode wie in Abb. 1 erläutert)

Sagittalschnitte: Obere Reihe jugendliche, untere Reihe erwachsene Stadien

Homo (Neger)

männl., inf. II

Homo (Schweizer)

männl., adult

Gorilla

männl., inf. II

Gorilla

weibl., adult

Pongo

männl., inf. II

Pongo

männl., adult

Erläuterung der Zeichen:

ba = Basion

n = Nasion

äG = äußere Gehöröffnung

C = Gelenkfläche des Condylus

EA = Emientia art.

FG = Fossa glenoid.

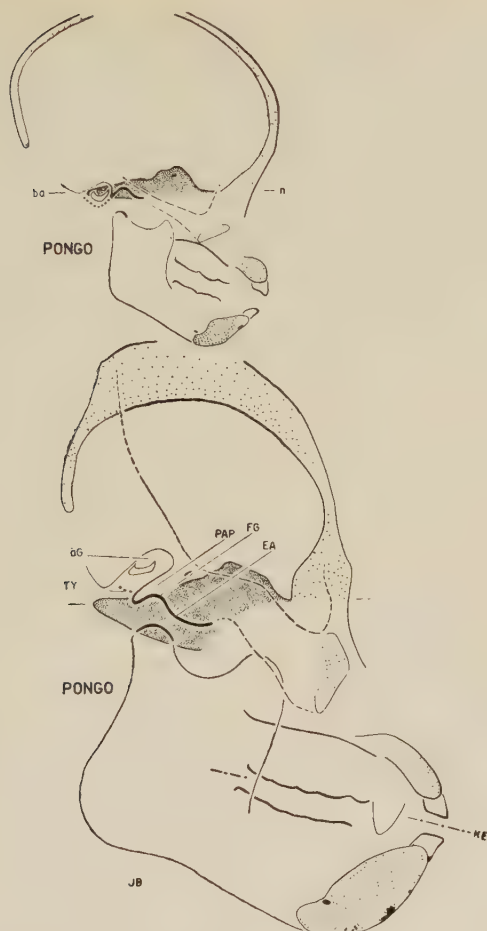
KE = Kauflächenenebene

PAP = Proc. art. post.

PM = Pars mastoidea

PP = Pars petrosa

PY = Pars tympanica — Gehörgang medial des Proc. art. post. geschnitten



A—D: Frontalschnitte durch die laterale Schädelbasis in Höhe der Regio temporo-mandibularis

A: Homo (Neger), männl., inf. II

B: Homo (Schweizer), männl., adult

C: Pongo, männl., inf. II

D: Pongo, männl., adult

Erläuterung der Zeichen:

BO = Basioccipitale

PG 1 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoidalis

PG 2 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Eminentia art.

PP = Pars petrosa

S = Durchtritt des Proc. styloideus

SM = Superficies meatus

TY = Pars tympanica — die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen

Die im Bereich der Jochbogenwurzel gelegene, großdimensionierte Kiefergelenkpfanne zeigt beim erwachsenen Gorilla grund-

sätzlich dieselbe konstruktive Gestaltung wie bei *Homo*. Man findet auch hier eine in sagittaler Richtung in eine konkave Fossa glenoidalis und eine nach vorne anschließende konvexe Eminentia articularis unterteilte Gelenkpfanne. Die Fossa glenoidalis ist in oral-aboraler Richtung relativ wenig kürzer wie beim Menschen. Sie ist aber andererseits durch eine viel größere Breite ausgezeichnet, und dementsprechend zeigt sie, vor allem bei männlichen Tieren, eine querovale Umrißform. Bei 95% aller erwachsenen Tiere konnte dieser Teil des Gelenkes morphologisch als „Gelenkgrube“ angesprochen werden, da dieselbe vorne von einer durchschnittlich ebenso hohen Eminentia articularis wie beim Menschen, hinten (neben dem Proc. art. post.) von einer, allerdings im allgemeinen deutlich niedrigeren Gehörgangsvorderwand begrenzt wurde. In 38 % fand sich außerdem die auch beim Menschen nicht regelmäßig anzutreffende leistenähnliche laterale Begrenzung der Fossa glenoidalis.

Eine Eminentia articularis ist in allen Fällen bei Gorilla vorhanden (s. Abb. 1 und 3). Sie stellt ein absolut dem Menschen vergleichbares, anatomisch und funktionell homologes, wulstähnliches Gebilde dar, das aus der Tiefe der Fossa glenoidalis oral-ventral vorspringt. Ja, bei Gorilla ist durchschnittlich die garnrollenähnliche Konfiguration noch markanter wie bei *Homo*, wo vielfach der Übergang zur Fossa nicht so deutlich abgegrenzt ist. Auch ihre ontogenetische Entwicklung erfolgt nach denselben Gesichtspunkten (s. Tab. 3) und die individuelle Prägungstendenz ist auch hier deutlich. Das zeigt sich wie beim Menschen in der Umrißform, der Größe, der Wölbung und Höhe.

Den wesentlichsten Unterschied zwischen *Homo rec.* und Gorilla in der Kiefergelenkgestaltung haben wir also sicher nicht in dem Vorhandensein bzw. Fehlen eines Tuberculum articulare zu suchen und auch eine „Gelenkgrube“ ist in der überwiegenden Mehrzahl bei Gorilla vorhanden¹. Worin sich der erwachsene Mensch vom Gorilla unterscheidet, ist die Stellung des

¹ Nach der Mehrzahl der Literaturangaben könnte man annehmen, daß bei den Großaffen transversal-propalinalen Exkursionen des Unterkiefers unmöglich seien. Als ein Hauptargument gilt die Länge der Canini. Wie Lebendbeobachtungen gezeigt haben und wie man ebenso eindeutig an der Abschleifung der Zahnreihen bei älteren Tieren sehen kann, ist eine Aussage in dieser Form sicher unrichtig (s. a. Zuckerman, 1954). Man hat sich bei den frugivor-omnivoren Ernährungstypen der Primatenreihe die transversalen

Gehörgangs zur Pars glenoidea, und zwar sowohl in sagittal-vertikaler wie transversal-vertikaler Richtung. Vergleichen wir an den Sagittalschnitten der Abb. 2 und 3 die Stellung von Basisoccipitale (BO) und Basisphenoid (BS) z. Z. des Milchgebisses zwischen Homo und Gorilla, so sehen wir, daß bei beiden eine ventral offene Winkelung — eine im Ausmaß erst wenig verschiedene Schädelbasiskyphose — besteht. Pars glenoidea und Pars tympanica im Bereich der lateralen Schädelbasis sind demgemäß (s. o.) ebenfalls in ihrer Gesamtrichtung zueinander gewinkelt und dementsprechend findet man bei beiden eine steil zur Fossa glenoidalis abfallende Vorderwand des Gehörganges. Grundsätzlich also das Bild einer tiefen „Gelenkgrube“.

Nun aber verändert sich das Bild mit steigendem Alter, weil beim Menschen die Knickung zwischen BO und BS immer ausgeprägter, bei Gorilla dagegen eine zunehmende Streckung der Basis auftritt (s. Biegert) und dementsprechend bei Erwachsenen in dem einen Falle eine noch stärkere Winkelung zwischen Pars tympanica und Pars glenoidea (Homo), im anderen dagegen eher eine Einebnung und damit eine Verflachung der „Gelenkgrube“ erfolgt (Gorilla). Die unterschiedliche ontogenetische Entwicklungsrichtung in der Haltung der Schädelbasis in sagittal-vertikaler Richtung ist für die jeweilige Gestaltung der Gelenkgrube ausschlaggebend.

Nicht weniger wichtig für das unterschiedliche Bild bei Erwachsenen sind aber auch die ontogenetischen Lage- und Stellungsverhältnisse zwischen Pars glenoidea und Gehörgangsregion in transversal-vertikaler Richtung: Während das in frühontogenetischen Stadien bei allen Hominoidea unter dem Hirnschädel gelegene Kiefergelenk beim Menschen zeitlebens diese zentrale Lage beibehält (s. Frontalschnitte der Abb. 3), kommt es bei Gorilla, vor allem bei männlichen Tieren in direktem Zusammenhang mit der Ausbildung des Gebisses und der Kaumuskulatur, zu einer Verlagerung der Gelenkfläche nach

(mahlegenden) Exkursionen des Unterkiefers immer in gewissen Grenzen vorzustellen, die mit dem schwungvollen Pendeln der Wiederkäuer nur sehr bedingt zu vergleichen sind. Funktionell gesehen genügt es für ein Zermahlen der Nahrung vollauf, wenn die Backenzahnreihen um ihre Breite gegeneinander verschoben werden können. Nicht umsonst ist aber die Eminentia articularis bei Gorilla flächenhaft und gegenüber der Fossa glenoidalis stark ventral vortretend! Ihre Ausbildung (zu der im folgenden noch eine Reihe weiterer Merkmale kommen) sowie der Abschleißmodus der Zähne zeigen mit aller Deutlichkeit, daß auch bei den Pongidae die Backenzahnreihe zur Verarbeitung der vorwiegend pflanzlichen Nahrung eine wichtige Rolle spielt.

außen, die schließlich bei Erwachsenen die seitliche Hirnschädelwand beträchtlich überragt. Ähnlicherweise verbreitern sich auch die Superficies meatus und der tympanale Gehörgang, die aber, entsprechend der Form des Gehirns, im Gegensatz zum Menschen, stark lateral-dorsal zurückweichen (s. Frontalschnitt der Abb. 1). Bei Gorilla liegt die waagrecht gestellte Gelenkpfanne, vor allem in ihrem äußeren Abschnitt, weitgehend im Bereich des nach oben zurückweichenden Gehörgangs, so daß der Proc. art. post. als isoliert stehender Pfeiler hier besonders in Erscheinung tritt, wobei im medial-hinteren Gelenkabschnitt trotzdem immer noch eine deutliche Gehörgangsvorderwand die Fossa glenoidalis hinten begrenzt.

Nicht so sehr die Höhe des Proc. postglenoidalis charakterisiert die Pongidae (vgl. Tab. 2 und 3) und unterscheidet diese von *Homo rec.*, sondern die Stellung des Gehörgangs in transversal-vertikaler und sagittal-vertikaler Richtung.

Weil die Höhe des Gehörganges metrisch grundsätzlich dicht medial des Proc. art. post. bestimmt wurde (denn dort tritt die Vorderwand direkt zu der Fossa glenoidalis in Beziehung) und das Kiefergelenk entsprechend der Entwicklung des Kauapparates im Verlauf der Ontogenie gegenüber dem Hirnschädel nach außen wandert, findet man bei Gorilla deutliche Geschlechtsunterschiede in der Höhe der Gehörgangswand gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis (s. Tab. 3). Die weiblichen Tiere bleiben grundsätzlich den jugendlichen Stadien näher und weichen in der Ausbildung der Gelenkpfanne, vor allem in den Beziehungen zwischen Pars glenoidea und Pars tympanica weniger vom Menschen ab wie die männlichen Individuen. Ähnlicher bleiben die weiblichen Tiere auch den jugendlichen Stadien, weil bei ihnen die Streckung zwischen BO und BS durchschnittlich nicht das Ausmaß wie bei männlichen Gorillas erreicht und dementsprechend in sagittal-vertikaler Richtung eine, wenigstens angedeutete Winkelung zwischen Pars glenoidea und Pars tympanica bestehen bleibt.

Wie früher schon ausgeführt wurde, hat der tympanale Gehörgang in der Mehrzahl der Fälle bei Gorilla dachfirstähnliche Gestalt. Dabei ist die Vorderwand des Gehörgangs im medialen Abschnitt plattenartig, außen dagegen mehr halbröhrenförmig, ein Verhalten wie es in gemilderter Form auch bei *Homo rec.* angedeutet ist. Wenn man die Höhe der Vorderwand des Gehörgangs einheitlich medial des Proc. art. post., also dort, wo die Fossa glenoidalis direkt

in die Pars tympanica übergeht, an Sagittalschnitten bestimmt und in Prozent der ba-n-Länge berechnet (s. Tab. 3), so findet man, daß der Gehörgang z. Z. des Milchgebisses sich bei Gorilla in seiner Höhe gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis nicht von den Verhältnissen bei Homo rec. unterscheidet (s. Abb. 2 und 3). Bei Erwachsenen dagegen unterscheiden sich die Mittelwerte deutlich, doch überschneiden sich Maximal- und Minimalwerte beider Gattungen¹ (vgl. Tab. 2).

Tabelle 3. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei Gorilla (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge. (Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene)

Altersstadien	Anzahl	Höhe d. Eminentia articularis	Höhe der medialen Begrenzung	Höhe d. Proc. art. post.	Höhe d. Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
inf. I	1	0,0	14,8	9,0	—
inf. II	5	3,5	15,4	9,1	19,9
juv. I	2	5,8	12,5	6,1	17,3
juv. II	7	6,1	16,1	7,5	13,6
adult	30	6,1	16,0	7,0	8,3
Min.		3,1	12,1	3,0	— 2,3
Max.		9,5	19,2	10,2	18,2
♀	20	6,0	15,4	7,1	11,3
♂	10	6,2	16,8	6,9	5,6
wenig abgek.	19	6,0		6,6	
stark abgek.	11	6,3		7,3	

Der Processus articularis posterior ist bei Gorilla in seinen absoluten Dimensionen natürlich groß. An seiner Basis ist er breit verankert und mit der Pars tympanica verschmolzen. Gegen die Spitze verjüngt er sich, und diese steht, vor allem bei männlichen Tieren,

¹ Eine so scharfe Unterscheidung der Pongidae von Homo rec. in der Beteiligung oder Nichtbeteiligung der Pars tympanica am Kiefergelenk wie sie Kälin (1955) vornimmt, entspricht nicht den Tatsachen.

aus den oben dargelegten Gründen, in der Regel frei. Bei weiblichen Tieren kommt jedoch eine enge Anlehnung an den Gehörgang vor.

Während, wenn man die absoluten Größenunterschiede der Gelenkpfanne berücksichtigt, die Höhe des Proc. art. post. beim Menschen und Gorilla ähnlich ist, findet man in der Höhe der medialen Begrenzung der Gelenkpfanne ein sehr charakteristisches Merkmal für Gorilla. Wie Tab. 3 zeigt, ist eine beträchtliche Höhe schon in jugendlichen Stadien bemerkenswert. Die mediale Begrenzung wird bei Erwachsenen von einer kammartig, gegenüber der Pars horizontalis scharf ventral abgebogenen und stark vorspringenden Lippe des Squamosum (Pars entoglenoidea) gebildet und erfährt durch eine ähnlich aufgewölbte Platte des Alisphenoid, das sich aber selber nicht am Gelenk beteiligt, eine Verstärkung. Beide bilden zusammen einen sog. Processus medialis, der vor allem im Bereich der Facies präglenoidalis zu finden ist (s. Abb. 1) und funktionell als transversales Widerlager für die Condylen wirkt. Eine solche mediale Gelenkbegrenzung, die im Sinne einer Führung funktionell mit einer entsprechend großen, nach innen gerichteten Gelenkfacette des Condylus in Beziehung steht, erhält aber nur ihren Sinn, wenn man auch bei Gorilla transversal-propalinal Exkursionen der Condylen und damit mahlende Kaubewegungen anerkennt.

Bei Gorilla wird mit dem Auftreten der Bezahnung der Ast zunehmend gegenüber dem Unterkieferkörper nach oben abgewinkelt (s. Abb. 2). Der Condylus wird gegenüber der Kauflächenebene überhöht und erfährt dieselben Stellungsänderungen in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung wie bei *Homo* (s. Sagittal- und Frontalschnitte der Abb. 2). Je mehr sich das Gebiß vergrößert, desto flächenhafter wird der Unterkieferast, wobei der Angulus mandibulae mit seiner breiten Rundung einen differenzierten Ansatz der Masseter-Pterygoideusschlinge erlaubt, wie er bei der Größe des Unterkiefers und der Bezahnung zur Bewältigung kontrollierter, vielseitiger Exkursionsmöglichkeiten erforderlich erscheint.

Wie beim Menschen ist auch bei Gorilla eine ontogenetisch zunehmende Veränderung der Umrißform des Gelenkkopfes festzustellen, die mit einer Differenzierung der Gelenkfläche einhergeht. So ist von hinten gesehen (s. Frontalschnitte der Abb. 1 und 2) aus einer einheitlich konvex gewölbten, nach innen oben gerichteten Fläche, eine bei Erwachsenen in 62 % scharf abgewinkelte Kontur geworden. Vor allem bei kaumuskelstarken männlichen Individuen ist der mediale Abschnitt flächenhaft und scharf nach innen gegen

die mediale Begrenzung der Gelenkpfanne gerichtet. Die starken Kräfte, die sich in diesem Bereich abspielen, werden auch daraus ersichtlich, daß in vielen Fällen der mediale Teil des Condylus eine keulenförmige Anschwellung zeigt. Der laterale Abschnitt ist in der Regel plan und artikuliert mit dem horizontalen Teil der Facies präglenoidalis.

Oben wurde gezeigt, daß bei Gorilla z. Z. des Milchgebisses der Condylus von der Seite gesehen (s. Sagittalschnitte der Abb. 2 und 3) nur eine Gelenkfacette mit Blickrichtung nach vorne oben hat, entsprechend den Verhältnissen bei Homo. Hier bei Gorilla bildet sich aber mit dem Erscheinen der Canini des Dauergebisses eine weitere, rückwärts gerichtete Gelenkfacette am Condylus aus. Sie ist in ihrer Größe mit der Entwicklung der insbesondere im hinteren Anteil der Schädelkalotte hohen Sagittalcrista gekoppelt, und beide sind um so flächenhafter, je größer die Canini ausgebildet sind.

Das Auftreten und Größerwerden dieser hinteren Gelenkfacette am Gelenkkopf mit zunehmender Vervollständigung der Dauerbezahnung, die deutlichen Geschlechtsunterschiede im Zusammenhang mit der Größe der Canini und der Richtung der einstrahlenden Temporalisfasern, zeigen ihre funktionelle Bedingtheit.

Entsprechend der bei erwachsenen Gorillas stark divergierenden Gesamtrichtungskomponenten von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge findet man, vor allem bei männlichen Tieren, in sagittaler Richtung am Condylus zwei scharf gegeneinander gewinkelte Gelenkflächen, deren orale aber genau wie beim Menschen nach vorne-oben blickt und hier ebenfalls auf einer Eminentia articularis ihre Bewegungsbahn findet (s. Abb. 1).

Somit zeigt uns die ontogenetische Reihe von Gorilla, daß die mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates bis zum Zahnwechsel mit denen von Homo weitgehend übereinstimmen. Erst mit der zunehmenden Vervollständigung des Dauergebisses und vor allem mit dem Erscheinen der großen Canini, findet bei Gorilla eine weitere Differenzierung der Articulatio temporo-mandibularis statt, die sich in der Ausbildung einer nach rückwärts-oben blickenden Gelenkfacette am Gelenkkopf kenntlich macht. Eine solche letzte Differenzierung fehlt beim Menschen. Bei ihm bleiben die Verhältnisse, wie sie z. Z. des Milchgebisses bei allen recenten Hominoidea bestehen, erhalten. Der quantitative Charakter dieser mechanisch-statischen Verhältnisse wird auch durch das konservativere Verhalten der weiblichen Tiere von Gorilla demonstriert.

Die Stellung der Condylen gegenüber der Kauflächenebene, die morphologische Differenzierung seiner Gelenkfläche, die Höhe und Form der Eminentia articularis und der medialen Begrenzung der Gelenkpfanne, die Ausbildung des Unterkieferastes und die Abkau-

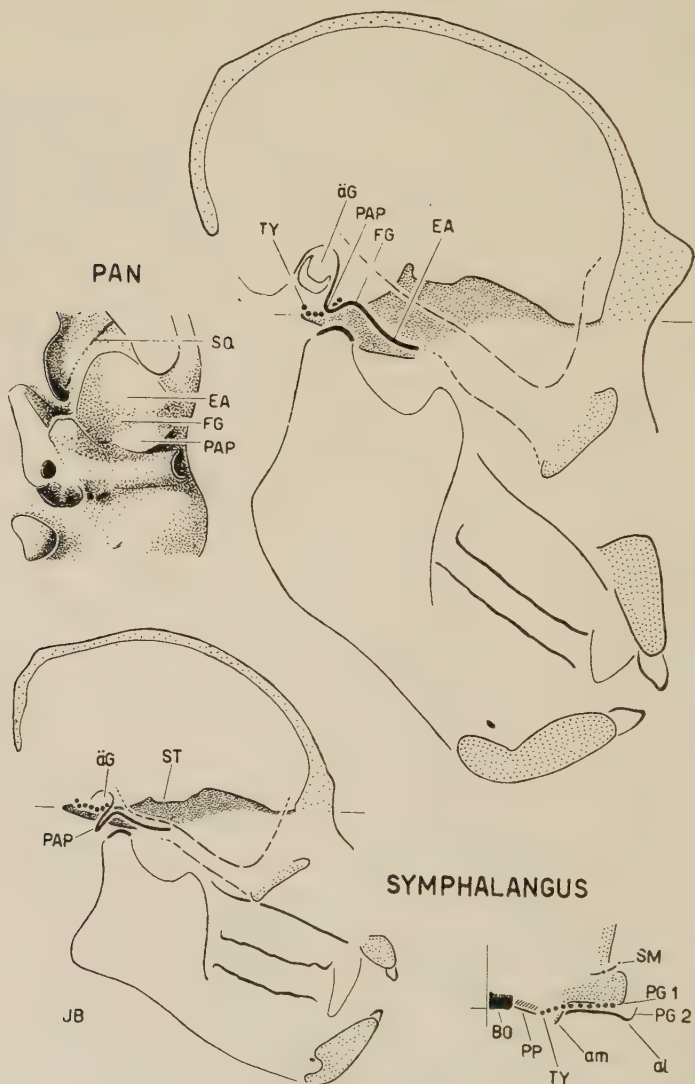


Abb. 4. Sagittalschnitte von Pan und Symphalangus; Frontalschnitte von Symphalangus und Ansicht der Kiefergelenkgegend bei Pan ($1/2$ nat. Größe) (Darstellungsmethode und Erläuterung der Zeichen siehe Abb. 1.)

Pan, männl., adult

Symphalangus, männl., adult

ungserscheinungen der Zähne beweisen, daß bei Gorilla die mahelnden Kaubewegungen im Backenzahnbereich nicht weniger wie beim Menschen ausgeprägt sind und somit die gleichen Bewegungsmöglichkeiten bestehen.

Infolge der etwa gleichen Zerebralisationsstufe der drei Pongidengattungen sind wir berechtigt anzunehmen, daß die Unterschiede im Schädelbau, in der Gestaltung der Basis und der Articulation temporo-mandibularis, im generellen weitgehend durch die jeweilige Ausbildung des Splanchnocraniums und damit auch von den mechanisch-statischen Gegebenheiten des Kauapparates (s. Biegert) bedingt sind.

Innerhalb der Pongiden ist der **Schimpanse** durch das kleinste Gebiß und die am wenigsten kräftige Kaumuskulatur ausgezeichnet. Dementsprechend sind die Dimensionen der Gelenkpfanne, des Gelenkkopfes, des Unterkiefers, der Jochbogen usw. gegenüber dem durchschnittlichen Verhalten bei Gorilla und Orang-Utan deutlich vermindert. Die Tatsache, daß bei Pan grundsätzlich wie bei Gorilla ein balkonähnlicher Torus supraorbitalis vorhanden ist, aber in dieser Form bei Pongo fehlt, zeigt, daß seine Ausbildung nicht allein von der Größe von Gebiß und Kaumuskulatur, sondern vor allem auch durch die Stellung der Zahnbogen zur Schädelkalotte und den Hauptzugkomponenten von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge, also den mechanisch-statischen Kräften des Kauapparates bedingt ist.

Errichtet man in den Abb. 3 und 4 bei den erwachsenen Individuen von Pan und Pongo über der Kaufläche der Molaren eine Senkrechte, so erkennt man anschaulich, daß die hier auftretenden Kaudrucke bei Pongo via Gaumengewölbe — vordere Jochbogenwurzel — Orbitaumrandung direkt in die Stirnpartie der Schädelkalotte übergeleitet werden. Bei Pan dagegen enden die Kraftlinien aus dem Backenzahnbereich weitgehend in der balkonähnlichen Umrandung der Orbitae, da die Schädelkalotte hier fast rechtwinklig nach hinten abweicht. Auf die weitere Tatsache, daß beim Orang-Utan die Hauptrichtungskomponenten von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge weniger gegeneinander divergieren, ist später zurückzukommen.

Die beim Schimpansen gegenüber Gorilla und Orang-Utan verminderte ontogenetische Spezialisierung des Splanchnocranium zeigt sich u. a. in dem Fehlen einer Sagittalcrista, in dem weitgehender unter dem Hirnschädel gelegenen Gesicht (s. Abb. 4), in

der gegenüber dem Hirnschädel relativ kürzeren Schädelbasislänge (ba-n) und kleineren Schädelbasisbreite (au — au). Kurz der Schädel von *Pan* bleibt in der Größenrelation Neurocranium/Splanchnocranium den frühontogenetischen Stadien näher, weil die ontogenetischen Wachstumsraten des Gesichtsschädels gegenüber *Gorilla* und *Pongo* vermindert sind. Für die jeweilige Lage und Gestaltung des Kiefergelenkes ist diese Relation aber sehr bedeutsam.

Die Pars squamosa des Os temporale ist beim erwachsenen Schimpansen deutlich in eine Pars horizontalis und Pars verticalis unterschieden. Die bei *Gorilla* schon erwähnte Stellungsdivergenz in transversal-vertikaler Richtung zwischen einer waagrecht orientierten Pars glenoidea und einer lateral-dorsal zurückweichenden Gehörgangsregion ist bei *Pan* durchschnittlich weniger ausgeprägt, weil hier Kiefergelenk und Gehörgang weitgehend unter dem Hirnschädel liegen.

Die Pars glenoidea zeigt insgesamt weichere Konturen. Insbesondere ist die Fossa glenoidalis morphologisch in vielen Fällen nicht scharf von der Eminetia articularis abzugrenzen, weil die letztere in der Mehrzahl der Fälle ganz allmählich, gleich einer schiefen Ebene ventral-oral ansteigt. An einem größeren Material findet man aber auch bei *Pan* die deutlich abgegrenzten, garnrollenähnlichen Formen. Charakteristisch ist auch die nach vorn ausladende, zungenähnliche Umrißform (68%), wie man sie unter den recenten Hominoidea vor allem bei *Hylobates* antrifft.

Tabelle 4 weist nach, wie auch beim Schimpansen die Entwicklung einer Eminentia articularis mit dem Auftreten der Bezaahnung fortschreitet. Ihre Höhe (der am weitesten ventral gelegene Punkt liegt hier häufig sehr weit oral) ist gegenüber den Verhältnissen bei *Homo*, *Gorilla* und *Pongo* durchschnittlich wesentlich geringer (vgl. Tabelle 2, 3 und 7). Es ist anzunehmen, daß die bisher geläufige Ansicht, die „Affen“ hätten keine „Gelenkgrube“ und gleicherweise kein Tuberculum articulare, auf einem einseitigen Vergleich einiger Schimpansen beruht.

Maßgebend für den seichten Eindruck der „Gelenkgrube“ bei *Pan* ist neben der Höhe und Konfiguration der Eminentia articularis vor allem auch die Gestaltung des tympanalen Gehörgangs, der (neben dem Proc. art. post.) die Fossa glenoidalis hinten begrenzt. Für die Haltung der Pars tympanica zur Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung gelten die Verhältnisse, wie sie bei

Tabelle 4. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei Pan (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge (Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene)

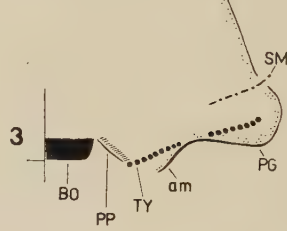
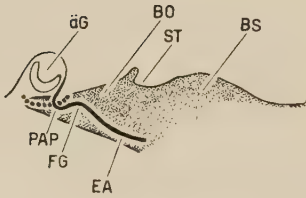
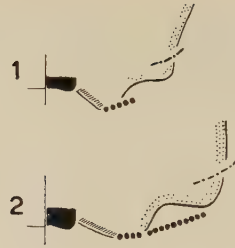
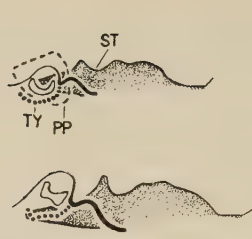
Altersstadien	Anzahl	Höhe der Eminentia articularis	Höhe der medialen Begrenzung	Höhe der Proc. art. post.	Höhe der Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
inf. I	2	0,0	7,6	8,8	—
inf. II	12	2,0	11,6	7,8	16,7
juv. I	24	2,3	9,5	7,6	12,7
juv. II	26	3,0	9,0	4,9	11,3
adult	28	2,7	9,7	5,3	7,7
Min.		0,8	5,5	2,9	3,7
Max.		5,5	15,5	7,5	13,6
♀.....	16	2,7	8,9	4,9	9,6
♂.....	12	2,7	10,7	5,7	7,3
wenig abgek.	10	2,9		5,4	
stark abgek.	18	1,8		5,2	

Gorilla geschildert wurden, d. h., bei erwachsenen Schimpansen liegen, entsprechend der gestreckten Haltung der Schädelbasis, der orale und aborale Rand des Tympanicum etwa horizontal zur ba-n-Ebene und nur unwesentlich zur Pars glenoidea gewinkelt (s. Sagittalschnitte der Abb. 4 und 5). Für den flacheren oder tieferen Eindruck der „Gelenkgrube“ ist aber, wie erwähnt, auch die jeweilige Gestaltung des Gehörgangs ausschlaggebend.

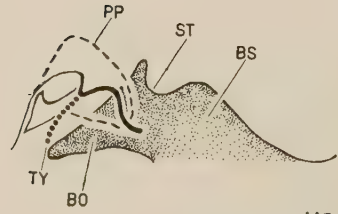
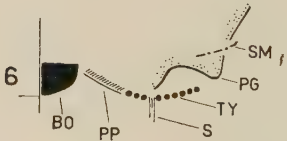
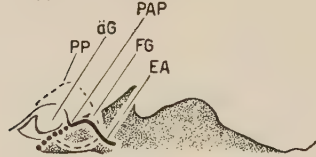
Untersucht man rein morphologisch den Anstieg der Gehörgangsvorderwand aus der Fossa glenoidalis, so zeigen sich zwischen Gorilla und Pan deutliche, quantitative Unterschiede.

Es findet sich bei erwachsenen Individuen: Gorilla Pan eine sehr flach, aboral-ventral ansteigende

Vorderwand in 18% in 59%
ein mittlerer Anstieg..... in 64% in 23%
ein steiler, aboral-ventral gerichteter Anstieg . in 18% in 18%



PAN



HOMO

Nicht eine unterschiedliche Haltung der Pars tympanica zur Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung, sondern die bei Gorilla prozentual viel häufigere dachfirstähnliche Gestaltung des Gehörgangs bedingt bei ihm die relativ steilere Vorderwand. Daß der wesentliche Unterschied zwischen Pan und Gorilla auch nicht auf einer unterschiedlichen Höhe des Gehörgangs gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis beruht, zeigt Tabelle 4.

Die beim erwachsenen Schimpansen gegenüber Gorilla seichtere „Gelenkgrube“ ist auf zwei Momente zurückzuführen:

1. Ist die Eminentia articularis in der Regel wesentlich niedriger. Sie zeigt eine sehr flach konvexe Wölbung, und ihr Anstieg aus der Fossa glenoidalis erfolgt langsam und unmerklich.

2. Ist beim Schimpansen die morphologische Gestaltung des tympanalen Gehörgangs gegenüber Gorilla quantitativ verändert. Bei Pan überwiegen die tubulusähnlichen Formen, die in der Regel einen steileren Abfall der Vorderwand vermissen lassen.

Beide Momente sind die morphologischen Grundlagen für die bei Pan durchschnittlich seichte „Gelenkgrube“. Fragt man nach den Ursachen, so hat man grundsätzlich zwischen dem Verhalten der Pars tympanica und der Pars glenoidea zu unterscheiden. Eine Drehung des Tympanicum um eine transversale Achse, wie sie für den

Abb. 5 (Seite 302). Sagittal- und Frontalschnitte der Schädelbasis an ontogenetischen Reihen von Homo und Pan (etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe)

- | | |
|-----------------------|---|
| 1: Pan, inf. II | 5: Homo, inf. II (erste Zähne) |
| 2: Pan, juv. I | 6: Homo, inf. II (Milchgebiß vollständig) |
| 3: Pan, männl., adult | 7: Homo, adult |
| 4: Pan, männl., adult | |

Erläuterung der Zeichen:

a) im Bereich der medialen Schädelbasis:

BO = Basioccipitale

BS = Basisphenoid

PP = Pars petrosa

ST = Sella turcica

b) im Bereich der Pars glenoidea:

am = mediale Begrenzung der Gelenkpfanne (Pars entoglenoidea)

EA = Eminentia art.

FG = Fossa glenoid.

PAP = Proc. art. post.

PG = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoid.

c) im Bereich der Gehörgangsregion:

äG = äußere Gehöröffnung — dorsal von der Superficies meatus, ventral vom Tympanicum begrenzt

SM = Superficies meat.

TY = Pars tympanica — an Sagittalschnitten: medial des Proc. art. post. genommen; an Frontalschnitten: die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörgangs von innen nach außen

S = Lage des Proc. styloid.

morphologischen Unterschied in der Tiefe der „Gelenkgrube“ zwischen *Homo* und *Gorilla* als charakteristisch gekennzeichnet wurde, kommt für die verschiedene Gestaltung zwischen *Gorilla* und *Pan* nicht in Betracht. BO und BS liegen bei beiden im Erwachsenenalter annähernd gestreckt hintereinander, und dementsprechend sind *Pars tympanica* und *Pars glenoidea* sagittal-vertikal nicht gegeneinander gewinkelt wie beim Menschen (s. Sagittalschnitte der Abb. 5). Hat man größere Serien der drei Pongidengattungen zur Verfügung, so sieht man, daß von einer im Sagittalschnitt halbröhrenförmigen Gestaltung des tympanalen Gehörgangs über die n-förmigen bis zu den dachfirstartigen alle morphologischen Übergänge zu finden sind und wie bei den einzelnen Gattungen diese genannten Formen in verschiedenen Prozentsätzen auftreten, die von der Haltung der Schädelbasis völlig unabhängig sind. Bei *Gorilla* ist die Dachfirstform am häufigsten, bei *Pan* die tubulusähnliche Gestaltung (s. Abb. 4). Es handelt sich dabei um eine Variantenreihe der Ausprägung, die offenbar in der *Pars tympanica* selber liegt und sich wie etwa die Pneumatisation der *Pars petrosa*, die Ossifizierung des *Proc. styloideus* und andere Merkmale individuell und gattungsmäßig rein quantitativ unterscheiden.

Demgegenüber sind für die Höhe, Form und Größe der *Eminentia articularis* funktionelle Bedingungen des Kauapparates maßgebend. Dies wird deutlich, wenn wir die Gestaltung des Unterkiefers bei *Pan* mit der von *Gorilla* vergleichen. Untersucht man bei den erwachsenen recenten Hominoidea die Breite und Höhe des *Ramus ascendens mandibulae* in Prozent der Alveolarbogenlänge (s. Tab. 5), so sieht man, daß durchschnittlich *Pan* und *Hylobates* den relativ schmalsten Ast aufweisen, vor allem ausgeprägt gegenüber *Gorilla* und *Pongo*. Noch aufschlußreicher ist die Höhe des *Ramus ascendens*, denn sie zeigt bei allen den Gattungen einen relativ hohen Ast, wo auch die *Eminentia articularis* hoch ist (*Homo*, *Gorilla*, *Pongo*), umgekehrt einen relativ niedrigen bei *Hylobates* und *Symphalangus*, verbunden mit einer flachen *Eminentia articularis* (s. unten). *Pan* steht in dieser Beziehung zwischen *Gorilla* und *Pongo* auf der einen Seite und den *Hylobatidae* auf der anderen. Damit ist aber gleichzeitig eine höhere oder tiefere Lage des *Condylus* und der Gelenkpfanne über der Kauflächenebene verbunden, ein Merkmal, das nach den Ausführungen von *Lebenidsky* (1938) und *Weber* (1928) für die Funktion des Kauapparates bei Säugetieren konstruktiv bedeutsam ist.

Tabelle 5. Die Breite und Höhe des Unterkieferastes in Prozent der Alveolarbogenlänge. Mittelwerte bei erwachsenen männlichen Individuen, bestimmt an Sagittalschnitten

a) Breite: <i>Homo recens</i> 71	b) Höhe: <i>Homo recens</i> 122
<i>Gorilla</i> 76	<i>Paranthropus</i>
<i>Pan</i> 67	<i>crass.</i> 112
<i>Pongo</i> 75	<i>Gorilla</i> 114
<i>Hylobates</i> 62	<i>Pan</i> 86
<i>Symphalangus</i> . 73	<i>Pongo</i> 119
	<i>Hylobates</i> 63
	<i>Symphalangus</i> .. 73
	<i>Nasalis</i> 96
	<i>Papio sphinx</i> ... 61
	<i>Macaca mulatta</i> 83
	<i>Macaca philip-</i>
	<i>pin.</i> 67

Der Condylus zeigt bei *Pan* hinsichtlich Stellung und Gelenkflächendifferenzierung grundsätzlich dieselben Verhältnisse wie *Gorilla*, nur in gemilderter Form. So ist beim Schimpansen in transversal-vertikaler Richtung die Abwinkelung zwischen der medialen, nach innen-oben gerichteten Gelenkfacette und der lateralen, nach oben blickenden, weniger deutlich. Entsprechend der mehr einheitlich konvexen Kontur ist auch die *Facies präglenoidalis* weniger markant unterteilt. Hier ist in vielen Fällen eine deutliche Abgrenzung der *Pars entoglenoidea* von der übrigen Bewegungsbahn für die Condylen, wie sie bei *Gorilla* gegeben war, nicht möglich, da die *Facies präglenoidalis* in transversal-vertikaler Richtung eine mehr einheitliche dorsal konkav gewölbte Kontur zeigt.

Die mediale Begrenzung der Gelenkpfanne ist dementsprechend in der Regel sanft ansteigend und auch weniger prominent wie bei *Gorilla*. Sie wird hier viel häufiger von einem ausschließlich der *Pars squamosa* angehörenden, rundlichen Höcker gebildet, der vom *Alisphenoid* keine Verstärkung erhält. Die *Sutura sphenosquamosa* verläuft in der Mehrzahl der Fälle direkt ins *Foramen ovale* (s. unten).

In sagittaler Richtung unterscheiden wir am Gelenkkopf zwei in ihrer Stellung verschieden gerichtete Gelenkflächen, die ohne scharfe Grenze ineinander übergehen: eine vordere, die mit der *Eminentia articularis* in Beziehung steht, und eine hintere, die ihren funktionellen Gegenpart im *Processus articularis posterior* findet. Diese Differenzierung der Gelenkfläche des Condylus zeigt, daß

grundsätzlich dieselben mechanisch-statischen Bedingungen wie bei Gorilla herrschen, d. h. eine deutliche Divergenz in den Hauptzugrichtungen von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge besteht.

Vergleichen wir in Tab. 4 die vertikalen Dimensionen der Gelenkpfanne, so bemerkt man, in Übereinstimmung mit der Morphologie, daß sich erst im Verlauf der Ontogenie die Flachheit der „Gelenkgrube“ herausbildet, wie sie für den Schimpansen einigermaßen gegenüber Gorilla charakteristisch ist. Es spielt hier, neben mechanisch-statischen Momenten des Kauapparates (Eminentia articularis), vor allem die morphologische Gestaltung des tympanalen Gehörgangs eine Rolle, während die Haltung der Schädelbasis, insbesondere bei Beachtung der Variabilität, ziemlich einheitlich ist und daher für die Gestaltungsdifferenz der Gelenkgegend bei Pan und Gorilla nur individuell, aber nicht gattungsmäßig von Bedeutung ist.

Gegenüber dem Schimpansen ist der **Orang-Utan**, ähnlich wie der Gorilla, durch eine absolut und relativ viel mächtigere Kaumuskulatur ausgezeichnet. Vergleicht man aber an Sagittalschnitten (s. Abb. 1 und 3) den konstruktiven Bau des Schädels bei Gorilla und Pongo, vor allem bei erwachsenen männlichen Tieren, so zeigen sich wesentliche Unterschiede, die für unsere Fragestellung von Bedeutung sind:

Entsprechend der Ausbildung der Sagittalcrista und dem Ansatz am Proc. coronoideus, nehmen die Temporalisfasern bei Pongo gegenüber der Kauflächenebene eine insgesamt viel vertikālere Verlaufsrichtung ein wie bei Gorilla, wo sie, schräg von hinten-oben kommend, am Kronenfortsatz des Unterkiefers einstrahlen. Das bedeutet aber, mechanisch-statisch gesehen, daß bei Gorilla die Zugkomponente des Temporalis gegenüber der Masseter-Pterygoideusschlinge sehr ausgeprägt divergiert, während beim Orang-Utan beide Komponenten in ihrer Zugwirkung ausgeglichener sind. Das zeigt sich bei Pongo auch in der Differenzierung der Gelenkfläche am Gelenkkopf, die bekanntlich bei Gorilla in sagittaler Richtung zwei scharf gegeneinander gewinkelte Gelenkfacetten erkennen ließ (s. Abb. 1). Beim Orang-Utan ist eine solche Unterteilung viel weniger deutlich, vor allem weil der hintere Anteil der Gelenkfläche, entsprechend dem steilen Einstrahlen der Temporalisfasern, weniger nach hinten gerichtet ist, während der vordere

Anteil, der mit der *Eminentia articularis* in Kontakt steht, sich in der Blickrichtung nach vorne-oben nicht von Gorilla unterscheidet (s. Abb. 3).

Die Tatsache, daß bei Pongo der Frontalteil der Schädelkalotte weitgehend mit der Zugrichtung des Temporalis übereinstimmt und die im Backenzahnbereich auftretenden Kaudrucke über die vordere Jochbogenwurzel, Stirn-Nasenpfeiler und die Orbitaumrandung direkt von der Schädelkalotte übernommen werden können, erklärt uns auch das praktische Fehlen eines balkonähnlichen Torus supraorbitalis. Infolge des gegenüber der Schädelbasis stärker oral verlagerten Zahnbogens, bei gleichzeitiger Verkleinerung der Nasenhöhle und eines aus den obengenannten Gründen fehlenden Torus supraorbitalis, ist die Gesichtssilhouette bei Pongo in der Regel deutlich konkav. Wir werden bei der Besprechung von *Alouatta* und *Megaladapis* wieder sehen, daß die von Hofer (1952, 1953) und Kummer (1952) erwähnte Elevation der Zahnbogen gegenüber der pharyngealen Fläche des BO auch bei Pongo ein Merkmal darstellt, das sich erst im Verlauf der Ontogenie herausbildet, deutliche Geschlechtsunterschiede zeigt und in engem Zusammenhang mit den mechanisch-statischen Gegebenheiten des Kauapparates steht.

Am Unterkiefer von Pongo ist der breite und hohe Ast, seine scharfe Abwinkelung gegenüber dem Unterkieferkörper und der breit-rundliche *Angulus mandibulae* besonders bemerkenswert. Diese Prägungen deuten darauf hin, daß bei Pongo die *Masseter-Pterygoideusschlinge*, die im Bereich des *Angulus mandibulae* sektorenförmig ansetzt (Bluntschli, 1929), eine differenzierte Motorik ermöglicht.

Der Gelenkkopf und die Gelenkpfanne liegen hoch über der Kauflächenebene. Ersterer ist in seinem Umriß auch bei Erwachsenen rundlicher wie bei Gorilla und Pan. Berechnet man die nach oben gerichtete Gelenkfläche, indem man Länge und Breite multipliziert, so zeigt sich, daß durchschnittlich Gorilla und Pongo, entsprechend der Größe des Kauapparates, die größten Dimensionen zeigen (s. Tab. 6). Drückt man die Größe der Artikulationsfläche des Condylus in Prozent der Fläche der Gelenkpfanne aus, so erhält man erstens einen Anhalt für die Exkursionsmöglichkeiten des Condylus bei den einzelnen Gattungen, zum andern einen Eindruck von der relativen Flächenhaftigkeit der nach oben gerichteten Gelenkfläche des Condylus (s. Tab. 6).

Tabelle 6. Die Form, die absolute und die relative Größe der dorsal gerichteten, mit der Bewegungsbahn der Gelenkpfanne artikulierenden Gelenkfläche des Condylus bei den Hominoidea (Mittelwerte)

a) Die Länge (oral-aboral) des Condylus in Prozent der Breite:

Homo recens.....	41,2 ¹	Pongo	48,3
Paranthropus crass....	33,8 ²	Hylobates	41,0
Gorilla	36,0	Symphalangus	36,5
Pan	44,7		

b) Die absolute Größe der dorsal gerichteten Gelenkfläche des Condylus (Länge \times Breite):

Homo recens.....	163	Pongo	365
Paranthropus crass....	385	Hylobates	39
Gorilla	406	Symphalangus	68
Pan	245		

c) Die Größe der dorsal gerichteten Gelenkfläche des Condylus in Prozent der Gelenkfläche an der Schädelbasis (Gelenkpfanne):

Homo recens.....	33,9	Pongo	38,2
Gorilla	31,7	Hylobates	22,0
Pan	34,5	Symphalangus	21,9

Die Tabelle zeigt, daß vor allem Gibbon und Symphalangus eine ganz bedeutende Bewegungsmöglichkeit der Condylen in sagittaler Richtung aufweisen, daß aber umgekehrt bei Pongo die nach oben gerichtete Artikulationsfläche des Gelenkkopfes unter allen Hominoidea relativ am größten ist. Diese Tatsache wird verständlich, wenn wir uns erinnern, daß bei Pongo Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge in ihrer Zugrichtung viel mehr übereinstimmen und beide gemeinsam den Gelenkkopf vor allem nach oben ziehen.

Nach der Ausbildung des Unterkieferastes, der Condylen, der Gelenkpfanne und den Abkauungserscheinungen der Zähne besteht kein Zweifel, daß beim Orang-Utan transversal-propalinal Exkursionen des Unterkiefers zur Nahrungsverarbeitung im Backenzahnbereich von großer Bedeutung sind. Hervorzuheben ist, daß die Verstärkung des Kaudruckes durch den Temporalis bei Pongo viel unmittelbarer ist, weil seine Einstrahlungsrichtung viel weitgehender mit der Masseter-Pterygoideusschlinge übereinstimmt wie bei Gorilla und Pan. Die Druckeinwirkung des Condylus auf die Gelenkpfanne durch den Kaumuskelzug nach oben ist daher beim Orang-Utan sicher nicht geringer wie beim Menschen. Trotzdem wird bei Pongo die Gelenkpfanne im Verlauf der Ontogenie gegenüber der ba-n-Ebene eher ventral verlagert, entsprechend einer ontogenetisch zunehmenden Streckung zwischen BO und BS, während bei Homo, entsprechend der zunehmenden Kyphose, das

¹ nach Martin: 38,1, nach Rasche: 46,9

² Broom und Robinson, 1952

Gelenk dorsal verlagert wird. Maßgebend für diese Lagebeziehungen ist eben die ontogenetische Entwicklung der Schädelbasishaltung, in der sich der Mensch von allen übrigen Simiae unterscheidet (s. Biegert). Da die Fossa glenoidalis gegenüber dem BS eine vertikale Lagekonstanz aufweist, wird die kaufunktionell wichtige Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber der Kaufläche durch eine entsprechende ontogenetische ventrale Verlagerung und Stellungsänderung der Zahnbogen erreicht. Die ontogenetisch zunehmende Orthose der Schädelbasis sowie die Elevation der Zahnbogen (stärkeres ventrales Wachstum der Backenzahnreihe) sind für die Haltung des Gesichtsschädels zum BO bei Pongo im Auge zu behalten. Auch beim Menschen kommt es im Verlauf der Ontogenie zu einer Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BS, sie wird aber durch die ausgeprägte Knickung zwischen BO und BS überdeckt, so daß zeitlebens die Zahnbogen gegenüber dem BO dekliniert bleiben.

Alle bei Erwachsenen vorzufindenden Unterschiede der Gelenkgegend bei Pongo, gegenüber Gorilla und Pan, sind rein quantitativer Natur und werden verständlich, wenn man sie im Zusammenhang mit der Gehirn- und Gebißentwicklung beachtet:

Um die Zeit der Geburt ist die Regio temporo-mandibularis durchaus mit der der übrigen Pongiden und dem Menschen zu vergleichen (s. Abb. 2). Mit dem Auftreten der Bezahnung entwickelt sich auch hier eine Eminentia articularis, während hinten, neben dem kleinen Proc. art. post., ein stark ventral hervorragender tympanaler Gehörgang die Fossa glenoidalis abschließt. Wir finden also z. Z. des Milchgebisses auch bei Pongo eine deutliche „Gelenkgrube“, die erst mit der weiteren Vervollständigung des Gebisses immer mehr verlorengeht, vor allem, weil in zunehmendem Maße die Stellung des Gehörgangs gegenüber der Pars glenoidea in transversal-vertikaler Richtung abzuweichen beginnt (s. Frontalschnitte der Abb. 3).

Aus Tab. 7 können wir entnehmen, daß die Eminentia articularis mit steigendem Alter in ventraler Richtung gegenüber der Fossa glenoidalis an Höhe gewinnt und bei Erwachsenen sich hierin praktisch nicht von Homo und Gorilla unterscheidet. Somit muß die ontogenetische Veränderung, die schließlich zu der sattelförmigen Gestaltung der ursprünglichen „Gelenkgrube“ führt, sich im aboralen Teil der Gelenkpfanne abspielen.

Hier sind zwei Momente von Bedeutung: Erstens ist bei Pongo die Trichterform der Schädelbasis in transversal-vertikaler Richtung im Erwachsenenalter viel ausgeprägter wie bei Gorilla und Pan (s. Frontalschnitte der Abb. 3). Dementsprechend sinkt der Gehörgang sehr stark von medial-ventral nach lateral-dorsal zurück,

Tabelle 7. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei Pongo (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge (Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene)

Altersstadien	Anzahl	Höhe d. Eminentia articularis	Höhe d. medialen Begrenzung	Höhe d. Proc. art. post.	Höhe d. Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
inf. I	3	0,0	9,1	8,4	—
inf. II	6	4,3	11,8	7,7	10,2
juv. I	4	4,4	13,5	5,7	8,7
juv. II	5	5,7	10,9	7,1	4,5
adult	13	5,5	13,1	6,2	4,4
Min.		2,7	8,0	1,9	— 4,1
Max.		8,0	17,0	11,2	11,0
♀	7	5,5	11,5	6,2	6,1
♂	6	5,6	14,0	6,2	2,9
wenig abgek.	9	6,0		6,2	
stark abgek.	4	4,6		6,2	

Hier ist die Ausbildung des Gehirns maßgebend. Entgegen diesem Verhalten der Superficies meatus und des Tympanicum, bildet sich im Bereich der Pars glenoidea, wie beim Menschen und den übrigen Pongiden, mit dem Auftreten der Bezahnung eine Pars horizontalis aus. Die Gelenkfläche erfährt nun aber gerade bei Orang-Utan, vor allem bei männlichen Tieren, eine starke Verlagerung gegenüber dem Hirnschädel nach außen, so daß, und das ist das zweite wesentliche Moment, die Gelenkfläche zunehmend im Verlauf der Ontogenie in den Bereich des Gehörgangs gerät, der stark nach oben zurückgewichen ist und daher in vielen Fällen nicht mehr als hintere Gelenkbegrenzung in Erscheinung tritt.

Der Gelenkkopf des Unterkiefers reitet hier in Ruheposition auf einer sattelähnlichen Fossa glenoidalis, die vorne durch die Eminentia articularis mit ihrer medialen Begrenzung und hinten ausschließlich vom Proc. art. post. umschlossen wird.

Hat man ein größeres Material zur Verfügung, so sieht man, daß sich diese Verhältnisse bei *Pongo* erst spät im Verlauf der Ontogenie herausbilden, und zwar vor allem bei kaumuskelstarken männlichen Tieren, während die weiblichen dem Verhalten von *Gorilla* und *Pan* viel mehr genähert bleiben.

Pars glenoidea und Gehörgangsregion, die dicht hintereinander liegen, gehorchen verschiedenen Entwicklungstendenzen: Während die Gelenkpfanne enge Beziehungen zum Basisphenoid und zum Kauapparat zeigt, ist die Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung an die Haltung des Basisoccipitale gebunden. In transversal-vertikaler Richtung ist die Gehörgangsregion von der Form des Gehirns, die Gelenkpfanne vom Kauapparat abhängig.

Ein Vergleich der ontogenetischen Entwicklung der Gelenkgegend beim Menschen und den Pongiden zeigt deutlich, daß aus einem weitgehend ähnlichen Zustand durch die jeweilige ontogenetische Spezialisierung von Neuro- und Splanchnocranium und der einzelnen Elemente des Os temporale, eine individuell und gattungsmäßig verschiedene Differenzierung erfolgt. Die Ausbildung der tiefen „Gelenkgrube“ beim Menschen ist eine direkte Folge der zunehmenden Schädelbasiskyphose. *Gorilla* kommt in der Tiefe der „Gelenkgrube“ dem Menschen am nächsten, weil bei ihm die Eminentia articularis gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis ebenfalls deutlich oral-ventral hervortritt. Da aber eine Drehung der Pars tympanica, entsprechend der weitgehenden Orthose zwischen BO und BS, fehlt, ist die auch hier deutlich ausgebildete Vorderwand des Gehörgangs das Resultat der speziellen Morphologie des Tympanicum, das bei *Gorilla* prozentual am häufigsten einen dachfirstähnlichen Gehörgang bildet. Demgegenüber ist beim Schimpansen die Eminentia articularis in der Regel niedrig und sehr schräg ansteigend, und der tubulusähnliche Gehörgang zeigt seltener eine steile Vorderwand. Bei *Orang-Utan* schließlich, beherrscht der dorsal abgesunkene Gehörgang das Bild, während die Eminentia articularis sich in Höhe und Anstieg nicht kennzeichnend von den Verhältnissen bei *Gorilla* unterscheidet.

Dabei wird aber auch deutlich, daß innerhalb der Gattungen alle die oben genannten Entwicklungstendenzen individuell variieren. Während sich in den statischen Verhältnissen zwischen den einzelnen Gattungen (und den Geschlechtern) beträchtliche Unterschiede finden, ist die Kaufunktion an sich zwischen dem Menschen und den Pongiden weitgehend ähnlich.

Der Processus articularis posterior ist eindrucksmäßig bei *Pongo*, infolge der Stellung des tympanalen Gehörgangs, sehr prominent. Seine Höhe unterscheidet sich aber generell nicht von *Homo*, *Gorilla* und *Pan* (s. Tab. 7). Die Variabilität ist hier sehr beträchtlich, vor allem was Form, Breite und Stellung anbetrifft.

Eine mediale Begrenzung der Gelenkpfanne ist beim erwachsenen *Orang-Utan* nur im Bereich der Facies präglenoidalis deutlich. Sie

wird ausschließlich durch den ventral ragenden, meist rundlich gestalteten, zellig pneumatisierten Processus medialis der Pars squamosa gebildet, an dem sich die Gelenkfläche aufwölbt. Bei Pongo wird auch klar ersichtlich, daß die Facies präglenoidalis als Bewegungsbahn für die Condylen in sagittaler Richtung dient, weil morphologisch die transversal-vertikale Kontur von Facies präglenoidalis und die Gelenkfläche des Condylus wie Schlüssel und Schloß aufeinander abgestimmt sind, während die sattelförmige Fossa glenoidalis deutlich abweicht (s. Frontalschnitt der Abb. 3).

Infolge der Verlagerung der Pars glenoidea nach außen, ist der transversale Abstand zwischen der medialen Gelenkbegrenzung und dem Foramen ovale beträchtlich. Im Gegensatz zum Menschen, wo ja dieser Abstand ebenfalls groß ist, wird beim Orang-Utan der Zwischenraum von der Pars squamosa (und nicht durch das Alisphenoid) überbrückt. Bei Homo rec. verläuft daher die Sutura speno-squamosa dicht bei der medialen Begrenzung, bei Pongo nahe bei oder ins Foramen ovale (s. unten). Berechnet man die Breite des Alisphenoid in Prozent der Biauricularbreite, so kommt der jeweilige Anteil von Alisphenoid und Squamosum an der Schädelbasisbreite zum Ausdruck: Bei Homo beträgt die relative Breite des Alisphenoid in Mittel 60,2 % (Schultz, 1917), bei Pongo 47 %.

Wir werden später sehen, daß für Gorilla und Pan ganz ähnliche Verhältnisse gelten und daß bei den Pongidae im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung die Pars squamosa (Pars horizontalis) flächenmäßig mehr zunimmt wie das Alisphenoid, und zwar in direktem Zusammenhang mit der stärkeren ontogenetischen Vergrößerung des Kauapparates, der eine größere Pars glenoidea bedingt.

Bei den Pongidae war die starke ontogenetische Vergrößerung des Gesichtsschädels gegenüber dem früh stationär bleibenden Hirnschädel bemerkenswert. Schultz (1933, 1944) hat gezeigt, daß bei den **Hylobatidae**, der größten- und gewichtsmäßig kleinsten Familie der Hominoidea, die ontogenetische Spezialisierung des Splanchnocraniums viel weniger ausgeprägt ist. Der relativ viel grazilere Bau des Gesichtsrückens, der Jochbogen, der Proc. pterygoidei, des Unterkiefers u. a. Merkmale, lassen sich gegenüber den Pongidae weitgehend allometrisch erklären.

Im Bereich der Pars squamosa findet man wie bisher eine gegenüber der Schläfenschuppe scharf abgewinkelte Pars glenoidea. Das im Zusammenhang mit der relativ geringeren Größe der Bezahnung und der Kaumuskulatur weniger wie bei den Pongidae gegenüber dem Hirnschädel nach außen verlagerte Kiefergelenk sowie die Tatsache, daß die Schädelbasis eine kaum angedeutete Trichterform aufweist (s. Abb. 4, Frontalschnitt), erklärt den im Erwachsenenalter ziemlich waagrecht verlaufenden Gehörgang in transversal-vertikaler Richtung. Somit ist auch die Stellung der Pars glenoidea zur Gehörgangsregion in transversal-vertikaler Richtung weniger divergierend wie bei den Pongidae.

Die Gelenkpfanne ist in eine im Umriß querovale, rinnenförmige, transversal schräg medial-aboral gestellte Fossa glenoidalis und eine lange, zungenförmig auf der Jochbogenwurzel sich ausbreitende Facies präglenoidalis unterteilt. Die beträchtliche Länge dieser Gelenkbahn für den Condylus, gegenüber der in oral-aboraler Richtung kurzen Fossa glenoidalis, ist eine ontogenetische Spezialisierung der Hylobatidae (vor allem bei Hylobates) innerhalb der Hominoidea.

Tabelle 8. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei Hylobates (GI) und Symphalangus (SI) (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge

(Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene)

Altersstadien	Anzahl		Höhe der Eminentia articularis		Höhe der medialen Begrenzung		Höhe der Proc. art. post.		Höhe der Gehörgangsvorderwand (Tymp.)	
	GI	SI	GI	SI	GI	SI	GI	SI	GI	SI
inf. II	3		1,1		6,5		5,7		12,1	
juvenil	3	1	1,3	1,5	6,2	6,8	6,0	9,0	10,4	7,2
adult	15	9	1,6	2,1	6,0	6,8	4,4	8,5	5,6	3,1
Min.....			0,4	0,8	3,0	5,3	1,5	6,7	2,0	0,0
Max.			2,9	4,0	9,5	8,2	7,9	10,5	8,2	6,3
♀	8		1,3		5,2		3,7		5,8	
♂	7		2,0		8,0		6,0		5,4	

Wie die Tab. 8 zeigt, ist die Eminentia articularis gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis nur wenig ventral vortretend. Sie ist in der Regel in sagittaler Richtung sehr flach konvex (s. Sagittalschnitt der Abb. 4). Das Profil der Gelenkfläche in transversal-vertikaler Richtung ist entweder gleichmäßig dorsal konkav gewölbt, oder durch eine deutliche Winkelung in eine mehr horizontal liegende laterale Fläche und eine scharf ventral abgebogene Pars entoglenoidea unterteilt (s. Frontalschnitt der Abb. 4). Insbesondere bei Symphalangus, der gegenüber Hylobates durch einen kräftigeren Kauapparat ausgezeichnet ist, wird die Pars entoglenoidea durch eine ventral vorspringende Lippe des Alisphenoid verstärkt, die beide zusammen hier einen Processus medialis bilden. Die Höhe der medialen Begrenzung ist durchschnittlich niedriger wie bei den Pongiden und beim recenten Menschen (s. Tab. 8).

Durch die bei den Hylobatidae relativ häufig leistenähnliche laterale Begrenzung der Gelenkbahn, die auch im Bereich der Fossa glenoidalis ausgebildet sein kann, erhält man den Eindruck einer, gegenüber der Schädellängsachse etwas oral-medial gerichteten flach rinnenförmigen Gelenkfläche, die beim Gibbon vor allem lang ist (Längen/Breiten-Index im Mittel 130!). Die Bewegungsmöglichkeit der walzenförmigen Condylen auf der Gelenkfläche der Basis in sagittaler Richtung ist beim Gibbon viel größer wie beim Menschen und den Pongiden (s. Tab. 6).

Nach den Ergebnissen dieser Untersuchung über die funktionellen Ausbildungstendenzen des Kiefergelenks der Primaten ist diese ungewöhnliche Länge der Facies präglenoidalis nicht allein aus der Kaufunktion zu verstehen. Hier spielen offenbar die Bewegungen des Unterkiefers bei der Lautgebung eine hervorragende Rolle, wie man sie ähnlicherweise auch bei den Brüllaffen wiederfindet.

Der Processus articularis posterior erreicht unter den recenten Hominoidea, was seine Höhe über dem ti. d. Fossa glenoidales anbetrifft, bei Symphalangus die durchschnittlich höchsten Werte (s. Tab. 8). Dieser hintere Begrenzungspfeiler ist an seiner Basis breit, verjüngt sich gegen die Spitze und ist in oral-aboraler Richtung häufig abgeplattet. Infolge der auch in transversal-vertikaler Richtung ziemlich planen Schädelbasis und der geringen Niveauunterschiede ragt der Proc. art. post. bei Siamang deutlich und steil hervor und übertrifft den Gehörgang beträchtlich.

In jugendlichen Stadien gleichen aber die Hylobatidae den Pongidae, d. h. der tympanale Gehörgang überragt die Fossa

glenoidalis ventral und daher tritt der Proc. postglenoidalis noch weniger in Erscheinung. Bei Erwachsenen ist der Gehörgang lang und bei Ansicht der Basis dem Beschauer zugekehrt, durch seine scharfe Winkelung gegenüber der sagittal gerichteten Pars petrosa ausgezeichnet. Ähnlich wie bei Pan zeigt der Gehörgang in vielen Fällen dicht vor der Fossa glenoidalis eine Kante, von der aus die sehr niedrige Vorderwand steil abfällt.

Die durch geringe Niveauunterschiede ausgezeichnete pharyngeale Basisfläche wird beim erwachsenen Siamang auch (in der Regel!) nicht durch eine ventral gewölbte, prominente Wand der Pars petrosa unterbrochen, wie wir es am ausgeprägtesten unter den Pongiden beim Orang-Utan und Schimpanse finden. Nach dem Verhalten von BO und BS, die ziemlich gestreckt hintereinander liegen, kann man an eine dorsale Verlagerung der ganzen Pars petrosa, wie sie etwa beim Menschen im Verlauf der Ontogenie stattfindet (s. Abb. 4 und 5), nicht denken. Bei *Symphalangus* ist für die geringe Vorwölbung der Bulla ossea die individuell variierende, aber insgesamt weniger starke Pneumatisation der Pauken- und deren unmittelbaren Nebenhöhlen maßgebend. Wir haben in der jeweiligen Blähung der Pars petrosa ein weiteres Moment, das die transversal-vertikale Stellung des Gehörgangs beeinflussen kann, da bei gleicher vertikaler Lage der Pars petrosa eine stark pneumatisierte Paukenhöhle zu einer stärkeren ventralen Prominenz des Gehörgangs im medialen Anteil führt; umgekehrt dagegen eine geringe Blähung die waagrechte Lage begünstigt.

Der Unterkiefer der Hylobatidae ist insbesondere gegenüber Gorilla und Pongo in seiner Form verändert. Wohl ist auch hier der Ramus ascendens steil gegenüber dem Unterkieferkörper aufgerichtet, aber seine Höhe ist in Prozent der Alveolarbogenlänge wesentlich vermindert (s. Tab. 5) und dementsprechend sind Gelenkkopf und -pfanne weniger gegenüber der Kaufläche erhöht (s. Tab. 23). Der Condylus ist bei den Hylobatidae quer-oval walzenförmig. Die Achsen beider Seiten konvergieren deutlich nach hinten-innen. Seine Gelenkfläche ist ähnlicherweise wie bei den Pongidae in transversaler und sagittaler Richtung differenziert.

Vergleicht man die Gattungen der Pongidae und Hylobatidae, so findet man gewisse Spezialisierungen im Bereich der Regio temporo-mandibularis die, soweit sie die eigentliche Gelenkpfanne betreffen, weitgehend statischer bzw. funktioneller Natur sind. Die immer ausgeprägte Variabilität der Merkmale läßt erkennen, daß, wie beim Menschen, die individuellen Bedingungen des Kauapparates verschieden sein können und daß bei Erwachsenen die sog. „eingefahrenen Kaubewegungen“ auch hier eine Rolle für das jeweilige Bild spielen.

Beachtet man diese quantitativen Unterschiede, vor allem aber die ontogenetische Entwicklung von Gelenkpfanne und Gelenkkopf bei den einzelnen Gattungen, so ist die Übereinstimmung aller recenter Hominoidea im grundsätzlichen Bauplan des Kiefergelenks die wichtigste Erkenntnis. Die beim recenten Menschen einmalig tiefe „Gelenkgrube“ ist im wesentlichen nicht Folge einer gegenüber den Pongiden veränderten Kaufunktion, sondern direkt mit der ontogenetischen-phylogenetischen Spezialisierung des Neurocraniums, die mit einer veränderten Haltung und Stellung der Schädelbasis in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung einhergeht, in Zusammenhang zu bringen.

Die Besprechung der Flächendimensionen und der Position des Kiefergelenks bei den **recenten Hominoidea** wird hier angeschlossen, weil diese Verhältnisse für die Beurteilung der Regio temporo-mandibularis der fossilen Hominoidea von Bedeutung sind.

Die graphische Darstellung Fig. 1 zeigt, wie sich die Gelenkpfanne bei allen Hominoidea im Verlauf der Ontogenie stärker verlängert wie die Schädelbasislänge. Im Erwachsenenalter finden sich in dieser Relation deutliche Unterschiede, vor allem zwischen *Homo* und den übrigen recenten Hominoidea. Wie die rechte Reihe erkennen läßt, ist die größere Länge der Gelenkpfanne bei den Pongidae und Hylobatidae ursächlich durch eine ausgeprägtere Verlängerung der Facies präglenoidalis im Verlauf der Ontogenie bedingt. Da dieser Teil der Gelenkpfanne aber die Bewegungsbahn der Condylen in sagittaler Richtung darstellt, ist als gesichert anzunehmen, daß sowohl die Länge der Facies präglenoidalis wie die der ganzen Gelenkpfanne wesentlich von den Exkursionen des Unterkiefers bedingt wird. Sowohl Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Mandibula, wie propalinal und transversale Exkursionen, gehen mit Verschiebungen der Condylen in oral-aboraler Richtung auf der Facies präglenoidalis einher. Die bei den recenten Hominoidea gute Übereinstimmung der Gelenklänge mit der funktionellen Länge des Unterkiefers (Fig. 1, mittlere Reihe) kann nicht darüber hinwegtäuschen, daß hier vor allem die Motorik eine Rolle spielt, die sich an einem mazerierten Schädelmaterial schwerlich durch eine so einfache Beziehung ermitteln läßt.

Demgegenüber ist aber die Breite der Gelenkpfanne viel eindeutiger von der jeweiligen Größe des Kauapparates abhängig, und daher zeigen sich hier bei Erwachsenen deutliche Unterschiede

nach Gattung und Geschlecht (s. Fig. 2). Die ontogenetische und phylogenetische Abhängigkeit der Gelenkbreite von der Jochbogenbreite ergibt, daß die transversale Dimension der Gelenkpfanne in direktem Zusammenhang mit der Bezahnung und dem

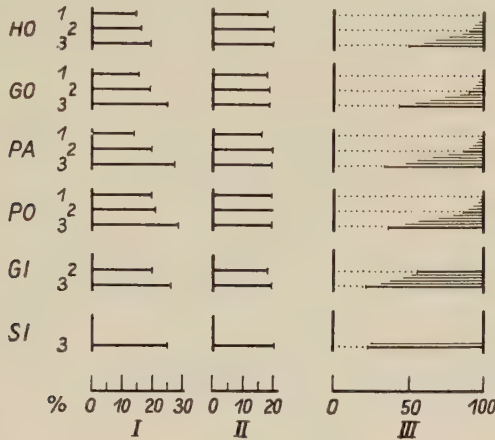


Fig. 1. Die ontogenetische Entwicklung der Kiefergelenklänge bei den recenten Hominoidea

- I Die Länge der Gelenkpfanne in Prozent der Basion-Nasion-Länge
 II Die Länge der Gelenkpfanne in Prozent der funktionellen Länge des Unterkiefers (projektivische Länge vom Condylus bis zur Schneide des Incisivus I)
 III Die Länge der Eminencia articularis in Prozent der Länge der ganzen Gelenkpfanne

Erläuterung der Zeichen:

HO = Homo rec.	
GO = Gorilla	1 = inf. I
PA = Pan	2 = inf. II
PO = Pongo	3 = adult
GI = Hylobates	
SI = Symphalangus	

(In der dritten Reihe stellen die waagrecht ausgezogenen Linien die Länge der Eminencia art., die gepunkteten die Länge der Fossa glenoid. dar)

Kauapparat steht und dementsprechend beim männlichen Gorilla und Pongo wesentlich breiter ist wie bei Pan, den Hylobatidae und Homo. Dies zeigt sich auch in der ontogenetischen Verbreiterung der Unterkiefercondylen bei den einzelnen Gattungen. Da die Länge (oral-aboral) aber auch hier funktionellen Gesetzen gehorcht, besteht erstens kein direkter Zusammenhang zwischen Länge und Breite des Gelenkkopfes und zweitens keine positive Korrelation zwischen der Länge des Condylus und der Länge der Gelenkpfanne.

Vereinfacht kann man also sagen, daß die Breite des Kiefergelenkes ziemlich unmittelbar von der Größe des Kauapparates bestimmt wird, während in der Länge, sowohl hinsichtlich der Gelenkpfanne wie des Condylus, der Funktion, d. h. der Motorik in ihrer Entwicklung in Ontogenie und Phylogenie die wesentlichste Bedeutung zukommt, die wir mehr morphologisch als direkt metrisch begründen und analysieren können.

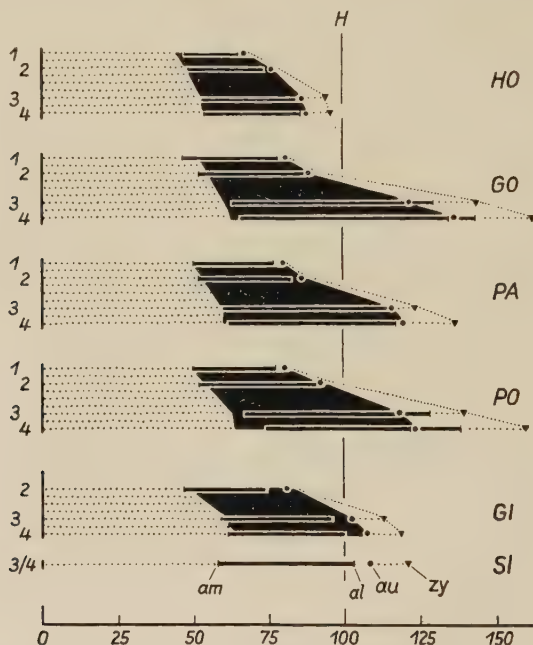


Fig. 2. Die ontogenetische Entwicklung der Breite und transversalen Lage der Gelenkpfanne gegenüber dem Hirnschädel bei den recenten Hominoidea

(Dabei wurde die Strecke Basion-Euryon = 100 % angenommen und die Lage der genannten Punkte Erläuterung der Zeichen: relativ dazu eingezeichnet.)

HO = Homo rec.	GI = Hylobates	1 = inf. I
GO = Gorilla	SI = Symphalangus	2 = inf. II
PA = Pan		3 = adult, weiblich
PO = Pongo		4 = adult, männlich
am = medialer Rand der Gelenkpfanne	al = lateraler Rand der Gelenkpfanne	
au = Auriculare (Schädelbasbreite)	zy = Zygion (Jochbogenbreite)	

(Der gepunktete linke Teil stellt die mediale Schädelbasis von der Medianlinie nach außen, die schwarz ausgezogene die laterale Schädelbasis dar. Siehe Text.)

Die enge Abhängigkeit der Breite der Gelenkpfanne von der Größe des Kauapparates ist aber für die transversalen Lagebeziehungen des Kiefergelenks am Schädel bedeutungsvoll, vor allem wenn man die Gelenklage gegenüber der Hirnschädelbreite vergleicht (s. Fig. 2). Es zeigt sich:

1. Daß die Gelenkpfanne und der Gelenkkopf bei allen Homioidea im Verlauf der Ontogenie gegenüber dem Hirnschädel nach außen verlagert werden, und zwar um so stärker, je mehr die ontogenetischen Wachstumsraten von Neurocranium und Splanchnocranium zugunsten des letzteren verschoben sind. Daher liegt beim recenten Menschen das Kiefergelenk immer unter dem Hirnschädel, während es andererseits, vor allem bei Gorilla und Orang-Utan, die seitliche Hirnschädelwand im Erwachsenenalter beträchtlich überragt. Diese Verlagerung der Gelenkfläche erfolgt im Zusammenhang mit einer Verbreiterung derselben, die beide wiederum Beziehungen zur Außenhenkelung der Jochbogen (zy-zy) haben.

2. Die Verbreiterung der Schädelbasis ist aber nicht nur im Bereich der Pars glenoidea, sondern ganz ähnlicherweise auch in Höhe der Linie Auriculare—Auriculare ausgeprägt und dementsprechend verbreitert sich die eigentliche Schädelbasis (Biauricularbreite) vor allem bei den Gattungen gegenüber dem Hirnschädel im Verlauf der Ontogenie, bei denen sich die Gelenkbreite stark vergrößert.

Unterteilt man die Schädelbasis in einen medialen (Basioccipitale, Basisphenoid, Alisphenoid und Pars petrosa) und einen lateralen (Pars squamosa und Pars tympanica) Abschnitt, so läßt die graphische Darstellung Fig. 2 sehr deutlich werden, daß in frühontogenetischen Stadien der laterale Anteil gegenüber dem medialen noch relativ schmal ist und daß mit der ontogenetischen Vergrößerung des Gesichtsschädels, vor allem bei Gorilla und Pongo, neben dem Kiefergelenk auch die Gehörgangsregion (Biauricularbreite) eine zunehmende Verbreiterung erfährt, während die sog. mediale Schädelbasis gegenüber der Hirnschädelbreite konservativer bleibt.

Damit ist aber bewiesen, daß nicht nur die Pars glenoidea, sondern auch die Superficies meatus ossis squamosae und das Tympanicum in ihrer Breite in einer generellen Abhängigkeit vom Gesichtsschädel sind und daß die sog. Schädelbasisbreite auch von der jeweiligen Entwicklung des Gebisses und der Kaumuskulatur beeinflußt wird. Die Pars squamosa verhält sich in ihrem horizontalen Abschnitt in wachstums-physiologischer Hinsicht wie ein Teil des Gesichtsschädels.

Wie ich früher betont habe, gilt dies in dieser Fassung aber nicht in jeder Beziehung. Das zeigt sich vor allem in der transversal-vertikalen Stellung zwischen Pars glenoidea und Gehörgang: Bei

allen neugeborenen Hominoidea liegt die Pars squamosa in ihrer Gesamtheit als wenig konturierte Knochenplatte, entsprechend der Kugelform des Gehirns, im schräg abfallenden Seitenteil der Basis. Mit dem Auftreten der Bezahnung wird bei allen Hominoidea der eigentliche Kiefergelenkabschnitt, die Pars glenoidea, horizontal gestellt, die dementsprechend nun eine Winkelung gegenüber der vertikal gerichteten Schläfenschuppe aufweist. Die Superficies meatus ist von diesen mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates unabhängig. Die Form der Schädelbasis in Höhe der Linie Auriculare—Auriculare wird auch im weiteren Verlauf der Ontogenie von der Form des Gehirns bestimmt.

Beim Menschen kommt es antogenisch durch das lateral-ventrale Wachstum der Großhirnhemisphären zu einer zunehmenden Ein-ebnung der Basis in Höhe der Linie Auriculare—Auriculare. Bei den Pongidae, vor allem bei Pongo, ist hier die Trichterform auch im Erwachsenenalter sehr deutlich. Die lange Röhre des äußeren Gehörgangs liegt in transversal-vertikaler Richtung sehr schräg lateral-dorsal gerichtet, während die Pars glenoidea aus den oben-geannten Gründen der Horizontalen angenähert ist.

Für die Ausbildung der Regio temporo-mandibularis, vor allem für die Gestaltung der „Gelenkgrube“, ist nur ein Verständnis zu gewinnen, wenn man weiß, daß die Pars glenoidea ontogenetisch und phylogenetisch in Form, Lage und Stellung in enger Beziehung zum Splanchnocranium steht, während der Gehörgang, vor allem in seiner transversal-vertikalen Stellung, unmittelbare Beziehungen zum Neurocranium hat.

In der graphischen Darstellung Fig. 3 ist die Position des Kiefergelenks in sagittaler Richtung am Schädel vergleichend dargestellt. Setzt man die Opisthocranion-Nasion-Länge gleich 100, so erhält man ein Bild über die relative Lage der angeführten Punkte¹. Aus dieser graphischen Darstellung können mehrere Entwicklungen abgelesen werden:

¹ Bei allen Gattungen der recenten Hominoidea wurden an den gezeichneten Sagittalschnitten, bei Einstellung der Schädel auf die ba-n-Ebene, die Lage der Fossa glenoidalis, des Basion, des Nasion, des Vorderrandes der Lamina cribrosa, des Prosthion und des am weitesten nach hinten ragenden Punktes der Hirnschädelkalotte (ohne Crista occipitalis) senkrecht auf die ba-n-Ebene projiziert.

1. Bei allen Hominoidea wird das Kiefergelenk gegenüber dem Hirnschädel im Verlauf der Ontogenie in aboraler Richtung verlagert. Nur beim Menschen bleibt das Kiefergelenk zeitlebens weitgehend zentral unter der Schädelkalotte, während es bei den übrigen Gattungen, aus einer frühontogenetisch ähnlich zentralen Lage wie beim Menschen, immer mehr in das hintere Drittel des Hirnschädels zu liegen kommt (s. auch Abb. 1 bis 4).

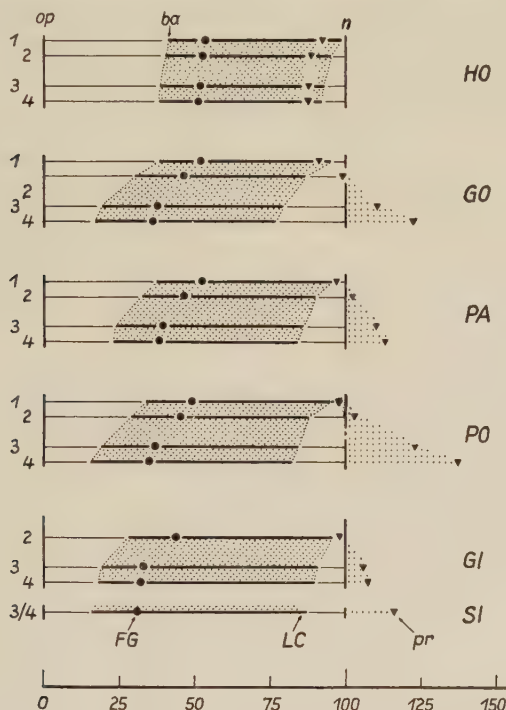


Fig. 3. Die sagittale Lage des Kiefergelenkes (Fixpunkt: ti.d. Fossa glenoidalis) im Verlauf der Ontogenie bei den recenten Hominoidea

(Datei wurde die Strecke Opisthocranion-Nasion = 100 % angenommen. Bei Einstellung der Schädel auf die ta-n-Ebene [Sagittalschnitte] wurden senkrecht dazu die unten genannten Punkte bestimmt und die sagittalen Abstände relativ zur op-n-Länge eingezeichnet.)

Erläuterung der Zeichen:

HO = Homo rec.	ba = Basion
GO = Gorilla	n = Nasion
PA = Pan	op = Opisthocranion
PO = Pongo	pr = Prosthion
GI = Hyllobates	FG = Fossa glenoid.
SI = Symphalangus	LC = vorderer Rand der Lamina cribrosa

- 1 = inf. I
 2 = inf. II
 3 = adult, weiblich
 4 = adult, männlich

2. Vergleicht man die sagittale Lage der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Länge, so sind demgegenüber die ontogenetischen und phylogenetischen Unterschiede zwischen dem Menschen und den Pongiden gering, d. h. die Fossa glenoidalis liegt durchschnittlich etwa 22% der ba-n-Länge oral des Basion, bei Gibbon etwas mehr dem Basion genähert.

Damit ist aber gezeigt, daß innerhalb der recenten Hominoidea die Lage des Kiefergelenks gegenüber der Schädelbasis, mit Ausnahme von Gibbon, der sich dem Verhalten der niederen Ostaffen nähert, im Verlauf der Ontogenie erstaunlich konstant bleibt und auch scharfe Gattungsunterschiede fehlen. Die individuelle Variabilität ist größer als der Abstand von Gattung zu Gattung. Alle Verlagerungen des Kiefergelenks gegenüber dem Hirnschädel erfolgen in engem Zusammenhang mit der Entwicklung der Schädelbasis. Die generell enge Beziehung der sagittalen Position der Fossa glenoidalis zur Sella turcica (auf die später näher eingegangen wird), d. h. ein übereinstimmendes Verhalten der lateralen und medialen Schädelbasis ist auffallend.

Die Übereinstimmung dieser beiden Abschnitte und damit die weitgehende Einheitlichkeit der Schädelbasis in ihrer Gesamtheit wird auch bei einer Analyse der Kiefergelenklage in vertikaler Richtung ersichtlich. Die Sagittalschnitte der Abb. 1 bis 5 zeigen, daß die Pars glenoidea in ihrer sagittal-vertikalen Haltung ontogenetisch und phylogenetisch mit der der Jochbogen und dem Basisphenoid generell übereinstimmt, gleichgültig, wie sich das Basisoccipitale im Verlauf der Ontogenie bei den einzelnen Gattungen einstellt. Die Pars glenoidea ist in ihrer Haltung und Lage gegenüber Teilen der medialen Schädelbasis am besten mit dem Basisphenoid in Übereinstimmung zu bringen.

Nur beim recenten Menschen findet man eine gegenüber der ba-n-Ebene¹ zunehmende ontogenetische Verlagerung der Fossa glenoidalis in dorsaler Richtung. Bei den Pongidae und Hylobatidae behält die Fossa glenoidalis ihre frühontogenetische Lage annähernd bei oder sie wird, vor allem bei männlichen Tieren, sogar eher etwas

¹ Da bis heute eine sichere Kenntnis über die Lagekonstanz der einzelnen Abschnitte der medialen Schädelbasis fehlt und da es sich hier vor allem um ein vergleichendes Vorgehen handelt, beurteile ich die vertikale Position der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Ebene. Sie ist in unserem Falle besonders geeignet, da ihr gegenüber die Unterschiede zwischen dem Menschen und den übrigen Hominoidea gut zum Ausdruck kommen.

ventral verlagert; also ein grundsätzlicher Unterschied in der ontogenetischen Entwicklung der vertikalen Kiefergelenkposition gegenüber der ba-n-Ebene, hervorgerufen durch die unterschiedliche ontogenetische Entwicklung der Schädelbasishaltung.

Die Sagittalschnitte der Abb. 1 bis 5 zeigen, daß diese ontogenetische Verlagerung der Fossa glenoidalis einer solchen anderer Schädelbasispunkte konform geht: Nur beim Menschen wird die Sella turcica im Verlauf der Ontogenie gegenüber der ba-n-Ebene überhöht, der ganz ähnlicherweise auch die Pyramide und der ursprünglich orale Rand des Tympanicum folgt. Demgegenüber fehlt bei den übrigen Gattungen eine solche ontogenetische Tendenz ganz. Immer aber besteht eine Abhängigkeit zwischen Pars glenoidea, Basisphenoid und Pars petrosa, während das Tympanicum in seiner sagittal-vertikalen Stellung konform dem Basioccipitale seine Haltung verändert.

Vergleicht man ontogenetisch und phylogenetisch die Haltung von BO und BS, so findet man in der ontogenetischen Entwicklung (von der Geburt an) beim Menschen eine kontinuierliche, zunehmende Winkelung dieser beiden Teile. Ganz entsprechend winkeln sich im Bereich der lateralen Schädelbasis auch Pars glenoidea und Pars tympanica in einem ventral offenen Winkel gegeneinander ab. Demgegenüber fehlt bei den Pongidae und Hylobatidae eine so gerichtete kontinuierliche Entwicklung: Eine in jugendlichen Stadien bestehende, nach ventral offene Abknickung zwischen BO und BS wird zunehmend ausgeglichen, d. h. es erfolgt, vor allem bei männlichen Tieren, eine zunehmende Streckung der Basis.

Es würde hier zu weit führen diese Verhältnisse im einzelnen zu besprechen, doch muß hervorgehoben werden, daß der Landzertsche Winkel (Definition s. Pankow [1948]) vor allem in phylogenetischer Hinsicht, bezüglich der Haltung zwischen BO und BS, Verhältnisse vortäuschen kann, die tatsächlich nicht bestehen. Hier ist es immer angebracht, das Gesamtverhalten von BO und BS im Auge zu behalten. Für die ontogenetische Entwicklung innerhalb der Gattungen scheint dieser Winkel jedoch brauchbar. Für alle Fragen der Haltung der Schädelbasis bei den Primaten sei hier auf Arbeiten von Hofer (1952, 1953, 1954, 1955), Kummer (1951, 1952 a, 1952 b), Pankow (1948) und Starck (1953) hingewiesen.

Analysieren wir die ontogenetischen Lageveränderungen der medialen Schädelbasisabschnitte vergleichend mit denen der lateralen, so zeigt sich die wichtige Tatsache, daß die Lage des Kiefergelenks, der Pars petrosa und der Pars tympanica, unmittelbar mit der jeweiligen Haltung der medialen Schädelbasis in Einklang stehen.

Damit ist aber die Frage nach der Lage und Gestaltung der *Articulatio temporo-mandibularis* auch eine Frage nach der Haltung der medialen Schädelbasis. Ohne auf das sicher sehr vielschichtige Problem näher einzugehen, seien hier nur einige Gesichtspunkte herausgestellt, die sich im Verlauf dieser Untersuchung ergaben:

Die engen Beziehungen, wie sie in sagittal-vertikaler Richtung zwischen der Haltung von BO und BS bzw. zwischen Pars glenoidea und Pars tympanica bestehen, könnten daran denken lassen, daß die Haltung der Schädelbasis direkt von den mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates durch Druckeinwirkung auf das Kiefergelenk beeinflußt wird, daß also die Gelenklage die Haltung der Basis bedingt. Gerade das Umgekehrte scheint der Fall zu sein! Die Haltung zwischen BO und BS ist das Primäre und die Lage der Gelenkpfanne ist, wenn man von gewissen individuellen Modifikationen absieht, in erster Linie an die Haltung der Basis gebunden, die, wie Hofer (1952) wahrscheinlich mit Recht annimmt, in erster Linie von der Entfaltung des Neurocranium abhängt (s. auch Stadtmüller, 1944—1949). An der Primatenreihe läßt sich zeigen, daß in den Fällen, wo ein hoch über der Kaufläche gelagertes Kiefergelenk aus kaufunktionellen Gründen erforderlich ist (wie bei Wiederkäuern und Omivoren), diese konstruktiven Veränderungen in erster Linie durch eine entsprechende ontogenetische Stellungsänderung der Zahnbogen in sagittal-vertikaler Richtung ermöglicht wird, indem hier die Backenzahnreihe stärker nach ventral verlagert wird wie das Prosthion. Das heißt, gegeben ist die Lage der Gelenkpfanne an der Basis. Sie kann vor allem nach oben nur wenig modifiziert werden (Form des Gehirns!). Was dagegen sehr weitgehend mit der Funktion der verschiedenen Altersstadien übereinstimmt, ist der Gesichtsschädel und in ganz besonderem Maße die Stellung der Zahnbogen. Hier wirken voll die mechanisch-statischen Einflüsse des Kauapparates.

Man wird also die Haltung der Schädelbasis und die vertikale Gelenklage gegenüber der ba-n-Ebene beim erwachsenen Menschen in erster Linie im Zusammenhang mit der ontogenetischen Spezialisierung des Neurocranium sehen müssen. Die Anschauung, das Kiefergelenk sei bei *Homo rec.* aus funktionellen Gründen in den Hirnschädel „hineingedrängt“ worden, ist sicher falsch (s. Ausführungen bei Pongo).

Für die Haltung von BO und BS spielt aber wahrscheinlich auch die Größenrelation Neurocranium/Splanchnocranium, vor allem innerhalb der Gattungen, ebenfalls eine gewisse Rolle. Bei den weiblichen Tieren der Pongidae ist die Orthose im Erwachsenenalter durchschnittlich weniger ausgeprägt wie bei männlichen. Primär wichtig für die Haltung der Basis ist die Entfaltung des Gehirns, sekundär, also modifizierend, ist auch dem Splanchnocranium ein Einfluß nicht abzusprechen (s. Biegert).

Diese Untersuchungen, die nur im Zusammenhang mit der Lage und der Gestaltung des Kiefergelenks mit Fragen der Schädelbasis-haltung und -gestaltung in Berührung kamen, haben gezeigt, daß die Basis in den drei Ebenen des Raumes verschieden ausgeprägte Beziehungen zum Hirnschädel und Gesichtsschädel hat. Als Kuppungselement zwischen Neurocranium und Kauapparat unterliegt sie sowohl räumlichen wie mechanisch-statischen Einflüssen und auch eine gattungsbedingte Eigentendenz ist ihr nicht abzusprechen.

II. Die Regio temporo-mandibularis der fossilen Hominoidea

mit einer Zusammenfassung der bisherigen Ergebnisse

Bei der Beurteilung der Kiefergelenkgegend der prähistorischen Funde muß man sich erinnern, daß das Kiefergelenk in seinem allgemeinen Bauplan beim Menschen und den Pongiden völlig gleich ist; daß die Unterschiede zwischen den Gattungen sich erst im Verlauf der Ontogenie prägen und in ihrer Form bei Erwachsenen als ontogenetische Spezialisierungen rein quantitativer Natur zu werten sind.

In frühontogenetischen Stadien findet man bei allen Hominoidea, recenten wie fossilen, das Kiefergelenk an der Basis durch eine seichte Fossa glenoidalis repräsentiert. Eine Eminentia articularis (s. Tuberculum articulare) wird zu diesem Zeitpunkt bei allen vermißt, während der Processus articularis posterior (s. Proc. postglenoidalis) auch bei Homo schon deutlich zu erkennen ist. Bei allen überragt jetzt noch die rundlich-spindelförmig gewölbte Pars petrosa das Basioccipitale in ventraler Richtung, infolge der noch einheitlichen vertikalen Lage und der ähnlichen Größe. Das Tympanicum ist als hufeisenförmiger Ring ausgebildet, der Horizontalen stark angenähert gelagert und mit der Pars petrosa noch nicht verwachsen.

Mit dem Auftreten der Milchzähne beginnt eine Differenzierung der *Articulatio temporo-mandibularis*, die bei allen *Hominoidea* gleichsinnig verläuft: Der Unterkiefer zeigt mit dem Erscheinen der Zähne nicht nur eine allgemeine Vergrößerung seiner Dimensionen, sondern jetzt erst beginnt der Ast sich entsprechend den mechanisch-statischen Gegebenheiten des Kauapparates zu entwickeln. In unmittelbarem Zusammenhang mit der Vergrößerung der Kaumuskulatur, vor allem der Differenzierung der *Masseter-Pterygoideusschlinge*, wird der *Ramus ascendens* gegenüber dem Unterkieferkörper abgewinkelt. Er gewinnt an Breite und Höhe und damit erfolgt eine Vergrößerung der Muskelansatzfläche.

Der *Condylus*, der frühontogenetisch in direkter Fortsetzung der Kauleiste lag, überragt nun die Kaufläche schon beträchtlich. Gleichzeitig erfuhr die Gelenkfläche des *Condylus* eine Stellungsänderung nach oben und schließlich nach vorne oben. Die funktionelle Einheit zwischen Gelenkkopf und Gelenkpfanne wird dadurch demonstriert, daß sich mit der eben geschilderten Ausgestaltung des Unterkiefers auch im Bereich der *Pars glenoidea* eine Formänderung vollzieht:

An Sagittalschnitten der Abb. 2 sehen wir das Neuauftreten einer *Eminentia articularis*, die im weiteren Verlauf der Entwicklung, entsprechend der Vergrößerung des Gebisses und der Differenzierung der Kaumuskulatur, an Größe und Höhe gegenüber der *Fossa glenoidalis* gewinnt. Bei allen *Hominoidea* findet man z. Z. des Milchgebisses sowohl eine „Gelenkgrube“ wie ein *Tuberculum articulare*. Die gattungsmäßigen Unterschiede im Bereich der *Pars glenoidea* sind jetzt noch weniger deutlich und die Variabilität der Merkmale ist bei allen beträchtlich.

Demgegenüber können wir schon jetzt eine systematische Trennung zwischen dem Menschen und den Großaffen vornehmen, wenn wir die morphologische Gestaltung des tympanalen Gehörganges beachten, der ja auch bei den nichtmenschlichen *Hominoidea* für das jeweilige Bild einer flacheren oder tieferen „Gelenkgrube“ maßgebend ist:

Der **jugendliche Schädel von Modjokerto** (Ostjava), der unter der Leitung von v. Koenigswald 1936 gefunden wurde, zeigt, daß eine Aussage über seine phylogenetische Stellung bezüglich der *Regio temporo-mandibularis* nur möglich ist, wenn wir hier die feinere Ausgestaltung des Gehörganges beachten. Nach dem Vorhergesagten ist es klar, daß die Tiefe der „Gelenkgrube“ und die Ausbildung des

Tuberculum articulare, wie sie sich bei diesem Fossil finden, weder die Aussage einer Näherstellung in Richtung *Homo rec.*, noch ein Ähnlicherbleiben gegenüber den pongiden Verhältnissen erlaubt. Beachtet man die Variabilität der Merkmale bei den recenten Hominoidea, so ist bezüglich dieser Momente nur der Schluß möglich, daß bei diesem Fundstück die Milchbezahnung schon weitgehend durchgebrochen war und man, in Übereinstimmung mit anderen Merkmalen, an einem Mindestalter von zwei Jahren (Gieseler, 1943) festhalten kann.

Von phylogenetischem Interesse ist dagegen das Tympanicum, das den hinteren Abschluß der Gelenkpfanne bildet.

Wie früher gezeigt wurde, ist in der Entwicklung des Tympanicum im Verlauf der Ontogenie ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Menschen und den übrigen catarrhinen Primaten festzustellen. Bei *Homo rec.* erfolgt die Ossifikation des Gehörganges unter vorläufiger Beibehaltung einer rundlichen Verschluss hemmung (Foramen Luschkae), wobei schon mit dem Durchbruch der Milchzähne die erste Andeutung einer Drehung der Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung gegenüber der Pars glenoidea sichtbar wird. Es tritt ganz allmählich, aber mit steigendem Alter immer mehr, die Plattenbildung des Tympanicum hervor, indem der ursprünglich aborale Rand zu einem freien, ventralen wird (Ausbildung einer echten Crista tympanica). Bei den Pongidae dagegen wächst der Gehörgang durch lateral gerichtete Ossifikation des Annulus tympanicus viel gleichmäßiger aus. Der äußere Rand ist höchstens buchtähnlich gestaltet, infolge des etwas schnelleren Wachstums des vorderen und hinteren Schenkels. Da der orale und aborale Rand des Tympanicum im Verlauf der Ontogenie in ihrer sagittal-vertikalen Richtung eher gegenüber der Pars glenoidea eingeebnet werden, ist die Form des tympanalen Gehörganges halbrinnen- oder dachfirstähnlich. Eine scharfe freie Crista tympanica fehlt zu allen Zeiten. Dagegen ist auch bei den Pongidae eine tiefe „Gelenkgrube“ z. Z. des Milchgebisses vorhanden, weil vor der Fossa glenoidalis eine Eminentia articularis und hinten ein hoch die Fossa überragender Gehörgang den morphologischen Abschluß bilden (s. Abb. 1 bis 5).

An dem mir zur Verfügung stehenden Abguß des Modjokertofundes ist trotz der Beschädigungen (des Originals) zu erkennen, daß die Gestaltung des tympanalen Gehörganges nicht dem durchschnittlichen Verhalten des recenten Menschen entspricht, weil erstens die Form tubulusähnlich ist, also die Ossifizierung gleichmäßiger erfolgte, weil eine Drehung der Pars tympanica gegenüber der Pars glenoidea gering ist und weil eine freie Crista tympanica auch nicht andeutungsweise zu sehen ist.

Vergleicht man mit diesem sicher jugendlichen Stadium die Verhältnisse beim erwachsenen *Pithecanthropus*-Schädel Nr. II (s. Abbildung bei v. Koenigswald, 1940), so kommt man nach der

Gestaltung der Regio temporo-mandibularis zu dem Schluß (in Übereinstimmung mit anderen Merkmalen des Schädels), daß der Schädel von Modjokerto eine jugendliche Form der *Pithecanthropus*-gruppe darstellt (s. unten).

Es zeigt dieses Beispiel eines kindlichen fossilen Fundes aus der Gruppe der Hominoidea, daß in jugendlichen Stadien die Ausbildung der Regio temporo-mandibularis, vor allem soweit sie das eigentliche Kiefergelenk (*Pars glenoidea*) betrifft, keine charakteristischen Unterscheidungsmerkmale, weder in der einen noch anderen Richtung (*Homo rec.* — *Pongidae*) erwarten läßt. Beim Menschen wie den Pongiden ist die Gelenkgrube jetzt noch rundlich-queroval. Das nach vorne anschließende *Tuberculum articulare* gleicht im Umriß einer schmalen Sichel, das flächenmäßig noch bei allen von der geräumigen *Fossa glenoidalis* übertroffen wird. Als hinterer Abschluß der Gelenkpfanne dominiert der hoch aufragende Gehörgang, der zu diesem Zeitpunkt auch bei den *Pongidae* den *Proc. postglenoidalis ventral* überragt (s. Abb. 2).

Die ganze Form der Gelenkgegend ist jetzt bei allen Hominoidea weitgehend einheitlich gestaltet, weil Gehirn- und Gebißentwicklung zwischen den Gattungen noch relativ weniger differieren. Aus diesem Grunde ist das Kiefergelenk in transversaler Richtung grundsätzlich bei allen unter dem Hirnschädel gelegenen und auch in sagittal-vertikaler Richtung sind die Positionsunterschiede noch gering, entsprechend der noch einheitlicheren Haltung und Gestaltung der medialen Schädelbasis.

Erst mit dem Durchbruch des Dauergebisses und vor allem mit seiner zunehmenden Vervollständigung, die mit einer entsprechenden Differenzierung und Verlagerung von Ursprung und Ansatz der Kaumuskulatur einhergeht (Bluntschli, 1929, 1931; Freisfeld, 1927; Toldt, 1904/05), prägen sich die phylogenetischen Unterschiede in der Gelenkgegend mit aller Deutlichkeit, wobei infolge der engen Beziehungen zum Kauapparat Geschlechtsunterschiede insbesondere bei *Gorilla* und *Pongo* vorhanden sind. Neben morphologischen Sonderheiten, die teils kaufunktioneller Art, teils entwicklungsgeschichtlich bedingt sind, kommt der Größenrelation von *Neuro-* und *Splanchnocranium* für die Ausbildung der Gelenkgegend allergrößte Bedeutung zu. Die Tendenz einer Vergrößerung und Differenzierung des Gehirns bei gleichzeitiger Reduktion des Freßapparates im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte findet auch im Bereich der lateralen Schädelbasis ihren Ausdruck.

Von erwachsenen fossilen Hominoidea standen mir für diese Untersuchung geeignete Abgüsse von *Paranthropus robustus*, *Pithecanthropus e. pekinensis*, *Homo soloensis* und *Homo rhodesiensis* zur Verfügung. Abbildungen der Originalfunde wurden für alle Fragen mehr morphologischer Art als Ergänzungen mit-
verwandt. Das gilt vor allem für die Australopitheciden, wo in den Monographien von Broom und Robinson eine Reihe guter Photographien vorliegen, die die Ergebnisse, die an dem cranio-

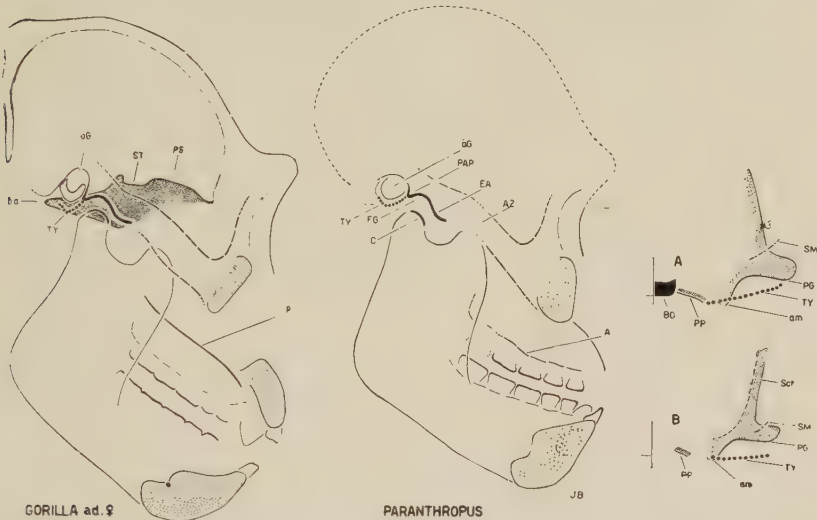


Abb. 6. Sagittal- und Frontalschnitte von *Paranthropus robustus*, verglichen mit einem weiblichen, erwachsenen Gorilla. (Darstellungsmethode siehe Abb. 1 und Erläuterungen im Text) (etwa $\frac{1}{4}$ nat. Größe)

Erläuterungen der Zeichen:

- am = mediale Begrenzung (Pars entoglenoidea)
 - ba = Basion
 - A = Alveolarrand des Oberkiefers
 - AZ = Arcus zygomaticus
 - BO = Basioccipitale
 - C = Gelenkfläche des Condylus
 - EA = Eminentia art.
 - FG = Fossa glenoid.
 - äG = äußere Gehöröffnung
 - P = pharyngeale Gaumenfläche
 - PAP = Proc. art. post.
 - PG = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoid.
 - PP = Pars petrosa
 - PS = Planum sphenoidum
 - Sch = Schläfenschuppe
 - ST = Sella turcica
 - TY = Pars tympanica — an Sagittalschnitten: medial des Proc. art. post. genommen; an Frontalschnitten: die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen
- Frontalschnitte: A = Gorilla; B = *Paranthropus*

facial-Fragment von *Paranthropus robustus* gewonnen wurden¹, erweitern können.

Betrachtet man zunächst rein morphologisch den Temporalteil von *Paranthropus robustus*, so findet man eine Gelenkpfanne, die weder in Größe noch in Form unmittelbar mit den recent menschlichen Verhältnissen zu vergleichen ist. Auch gegenüber den männlichen Pongidae zeigen sich deutliche Abweichungen. Eine ziemlich gute Übereinstimmung besteht aber mit den weiblichen Individuen von *Gorilla* in der absoluten Größe der Gelenkfläche, in der Ausbildung einer ziemlich tiefen „Gelenkgrube“, in der Gestaltung der *Eminentia articularis* und, wenn man die Variabilität beachtet, in der Größe und Stellung des *Proc. postglenoidalis*.

Alle bisherigen Charakterisierungen der Gelenkgegend sind wohl bezüglich der Gestaltung der einzelnen morphologischen Bildungen bei den *Australopitheciden* richtig. Unrichtig sind dagegen in der Regel die phylogenetischen Schlußfolgerungen, da die Verhältnisse beim recenten Menschen und vor allem bei den Pongiden zu einseitig beurteilt wurden.

So schreibt Ehgartner (1950) über *Paranthr. rob.*: „... Während bei allen Anthropoiden die Gelenkgrube flach und eine kaum nennenswerte Höhlung aufweist, ist sie bei *Paranthropus* und *Plesianthropus* tiefer.“ „Nach vorne ist sie außerdem durch ein deutliches *Tuberculum articulare* abgegrenzt, ein Merkmal, das den Anthropoiden ausnahmslos fehlt.“ „Während aber bei diesen ein mächtiger *Processus postglenoidalis* die Gelenkfläche nach hinten abriegelt, fehlt dieser bezeichnenderweise bei den Hominiden nahezu vollständig und ist bei den *Australopitheciden* nur mehr stark verkleinert vorhanden ...“

Ein gleiches gilt auch für die phyletischen Schlußfolgerungen von Clark (1947), Heberer (1952), Broom (1946) u. a.

Grundsätzlich schließt sich auch bei den Pongidae, an eine dorsal konkave *Fossa glenoidalis*, vorne eine konvexe *Eminentia articularis* an, die sich in ihrer Höhe bei *Gorilla* und *Pongo* durchschnittlich nicht von der bei *Homo rec.* unterscheidet (s. Tab. 9 und Abb. 1, 3 und 6). Die Variabilität ist sowohl beim Menschen wie den Pongiden beträchtlich, und ein gleiches hat man auch für die fossilen

¹ Das temporale und faciale Fragment wurden mit dem Schwarzschen Stereographen aufgenommen und die erhaltenen Schnitte unter Beachtung der Abb. von Broom (1946) zueinander angeordnet, wie es am Sagittalschnitt der hier beiliegenden Abb. 6 ersichtlich wird. Der eingezeichnete Unterkiefer entspricht in Form und Typus dem von *Paranthropus crassidens* (Broom a. Robinson, 1952). Die Rekonstruktion der Schädelskalotte erfolgte nach den Angaben von Broom (1946).

Hominoidea anzunehmen. Grundsätzlich ist ein *Tuberculum articulare* wie beim Menschen auch bei den Großaffen vorhanden. Alle Unterschiede sind rein quantitativer Natur (s. Tab. 9).

Ähnlich verhält es sich auch mit dem *Processus postglenoidalis*, der bei allen Primaten, mit der einzigen Ausnahme von *Daubenton*, den hinteren Abschluß der Gelenkpfanne bildet. Vergleicht man seine Höhe einheitlich, d. h. in Prozent der *ba-n*-Länge, so ist zwischen dem recenten Menschen und den Pongiden kein scharfer Unterschied zu erkennen (s. Tab. 9). Die relativ geringe Höhe des hinteren Begrenzungspfeilers bei *Paranthr. rob.* ist phyletisch nicht kennzeichnend. Sie wird verständlich, wenn man die bei allen Gattungen ausgeprägte Variabilität beachtet.

Somit sind zwei Merkmale, die in der Literatur bisher regelmäßig als wesentliche Anhaltspunkte für die morphologische Übereinstimmung des Kiefergelenkes der Australopitheciden mit dem recenten Menschen angeführt wurden, wenig beweiskräftig (s. a. Ashton a. Zuckerman, 1954) und wir müssen nach anderen Merkmalen im Bereich der lateralen Schädelbasis suchen, um zu einer sicheren Stellungnahme zu gelangen:

Wenn ich oben auf eine generell bessere Übereinstimmung mit der Gelenkgegend der weiblichen Gorilla hingewiesen habe, so in dem Sinne, daß der Abstand zum recent menschlichen Verhalten bei *Paranthr. rob.* größer ist. Tatsächlich handelt es sich um eine Kombination von Merkmalen, die auf eine morphologische Zwischenstellung hindeuten.

Untersucht man am Frontalschnitt (s. Abb. 6) die Stellung der Schläfenschuppe zum horizontal gestellten Teil der *Pars squamosa* bei *Paranthr. rob.*, so zeigt sich, daß die Schuppe hier viel steiler gegenüber der *Pars glenoidea* und der Gehörgangregion aufgerichtet ist als bei erwachsenen Pongiden und daß direkt mit der phylogenetischen Vergrößerung des Gehirns, bei gleichzeitiger Reduktion des Kauapparates, das Kiefergelenk weniger weit gegenüber dem Hirnschädel nach außen verlagert ist (s. Fig. 4).

Die Reduktion des Kauapparates zeigt sich auch in den Dimensionen der Gelenkpfanne, die zwischen dem recenten Menschen und den Pongiden liegen. Die Gelenklänge beträgt bei *Paranthr. rob.* 25 bis 26 mm und stimmt mit dem durchschnittlichen Verhalten der weiblichen Tiere von Gorilla, Pan und Pongo gut überein, reicht

Tabelle 9. Die Höhe der Eminentia articularis, der medialen Begrenzung, des Proc. articularis posterior und der Gehörgangswand, ventral des am weitesten dorsal gelegenen Punktes der Fossa glenoidalis, in Prozent der ba-n-Länge bei den recenten und fossilen Hominoidea, sowie der Anstieg der Eminentia articularis bzw. der Vorderwand des Gehörganges und die Tiefe der „Gelenkgrube“. (Für die Variabilität der einzelnen Merkmale s. Tab. 2, 3, 4 und 7)

	Höhe der Eminentia articularis in % der ba-n-Länge	Höhe der medialen Begrenzung in % der ba-n-Länge	Höhe der Proc. art. post. in % der ba-n-Länge	Höhe der Gehörgangsvorderwand in % der ba-n-Länge	Anstieg der Eminentia articularis (a in % von b)	Anstieg der Gehörgangsvorderwand (c in % von d)	Tiefe der „Gelenkgrube“ (Anstieg der Emin.art. + Anstieg der Gehör- gangsvorderwand)
Homo recens	5,3	8,4	6,1	22,0	56,0	300,0	356,0
Beira-Neger (Nr. 4770) ..	7,0	12,0	7,0	27,0	70,0	680,0	750,0
Beira-Neger (Nr. 4775) ..	2,7	7,2	3,2	15,0	30,0	121,0	151,0
Paranthropus robustus	6,0	10,1	4,0	12,1	50,0	80,0	130,0
Pithecanthr. e. pekin.							
S III	5,5	13,6	5,5	17,3	60,0	180,0	240,0
Pithecanthr. e. pekin.							
S II	5,7	11,4	3,8	21,9	52,2	290,0	342,2
Homo soloensis S V	5,3	8,9	—	18,6	48,0	221,0	269,0
Homo soloensis S VI ...	5,1	11,1	2,8	21,3	46,0	287,0	333,0
Homo rhodesiensis	3,1	9,8	9,8	18,8	35,0	210,0	245,0
Gorilla (♂ + ♀)	6,1	16,0	7,0	8,3	48,0	63,5	111,5
♀	6,0	15,4	7,1	11,3	49,0	92,0	141,0
♂	6,2	16,8	6,9	5,6	46,0	41,0	87,0
Pan (♂ + ♀)	2,7	9,7	5,3	7,7	21,2	59,0	80,2
♀	2,7	8,9	4,9	9,6	23,0	60,0	83,0
♂	2,7	10,7	5,7	7,3	19,3	59,0	78,3
Pongo (♂ + ♀)	5,5	13,1	6,2	4,4	36,6	36,1	72,7
♀	5,5	11,5	6,2	6,1	38,0	47,0	85,0
♂	5,6	14,0	6,2	2,9	36,0	25,3	61,3

Erläuterung:

pKE = die durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis (ti) projizierte Kauflächenebene.

TY = der am weitesten ventral ragende Punkt des Gehörganges in einem Sagittalschnitt, der medial des Proc. art. post. verläuft.

EA = der am weitesten ventral ragende Punkt der Eminentia articularis.

a = Höhe der Eminentia articularis.

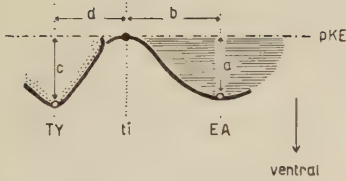
c = Höhe der Gehörgangsvorderwand.

b = sagittaler Abstand d. EA v. ti.

d = sagittaler Abstand d. TY v. ti

a in Prozent von b = Anstieg der Eminentia articularis.

c in Prozent von d = Anstieg der Gehörgangsvorderwand.



(Je höher a und c und je kürzer b und d, desto ausgeprägter ist der Anstieg. Der Anstieg der Eminentia articularis und der der Gehörgangsvorderwand ergeben zusammen einen kondensierten Ausdruck für die Tiefe der „Gelenkgrube.“)

aber auch noch in die hominide Variationsbreite hinein (Max. bei einem rec. Neger: 27,5 mm). Demgegenüber ist aber die Breite der Gelenkpfanne bei *Paranthr. rob.* wesentlich größer, als ich sie jemals bei *Homo rec.* gefunden habe (Max. bei einem Alaska-Indianer: 27 mm). Diese gegenüber dem Menschen ausgeprägtere Breitenentwicklung der Gelenkpfanne bei *Paranthr. rob.* steht in Übereinstimmung mit den kräftigen, gegenüber dem Hirnschädel nach außen gehenkten Jochbogen. Mit großer Berechtigung darf man annehmen, daß der konstruktive Bau des Unterkiefers von *Paranthropus crassidens* (s. Broom a. Robinson, 1952) im Grundsätzlichen auch für *Paranthr. rob.* zu gelten hat. Die Ausbildung der Jochbogen, die Höhe und Stellung des Ramus ascendens mandibulae weisen aber darauf hin, daß bei beiden die Masseter-Pterygoideusschlinge groß und differenziert entwickelt war.

Aus den Abbildungen der Monographie von Broom und Robinson (1951) über *Paranthropus crassidens* lassen sich auch einige wichtige Veränderungen der mechanisch-statischen Verhältnisse des

Kauapparates gegenüber dem Verhalten der Pongidae herauslesen: Die Ausbildung einer Sagittalerista bei *Paranthr. crass.* zeigt, daß trotz der Vergrößerung des Hirnschädels die Ursprungsfläche für den Temporalis im Bereich der Schädelkalotte nicht ausreichte. Funktionell gesehen ist es aber bedeutungsvoll, daß dieser Kamm viel weiter oral auf dem Scheitel entwickelt ist und hier die Hauptzugkomponente des Temporalis stark der Vertikalen angenähert war, während die Masseter-Pterygoideusschlinge keinen grundsätzlichen Unterschied in ihrem Gesamtverlauf gegenüber den Pongidae zeigt. Dem entsprechend trägt der steil aufgerichtete, hohe Unterkieferast einen Condylus, dessen Gelenkfläche ausschließlich nach vorn-oben blickt (s. Abb. 6). Bei Beachtung der Bezahnung wird dieses Verhalten verständlich, denn es ist wohl die Backenzahnreihe sehr flächenhaft, umgekehrt sind aber die Canini klein. Die von Remane (1954) aufgestellte Folgerung, daß sich viele Sondercharaktere der Australopitheciden unter einem einheitlichen funktionellen Gesichtspunkt verstehen lassen, kommt auch hier zur Geltung. Nicht allein die Größe der Kaumuskulatur, sondern vor allem auch die Einstrahlungsrichtung von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge ist hier zu beachten (s. die Ausführungen bei Gorilla).

Kehren wir zum Temporalfragment von *Paranthr. rob.* zurück: Die „Gelenkgrube“ ist geräumig und im Umriß etwa queroval. Sie ist nach außen nicht begrenzt (s. Frontalschnitt der Abb. 6). Die vordere Begrenzung wird durch einen konvexen Wulst, die Eminentia articularis, gebildet. Ihre Kontur in transversal-vertikaler Richtung zeigt eine Unterteilung in einen längeren lateralen und kürzeren medialen Abschnitt, die beide in ihrer Richtung gegeneinander abgewinkelt sind. Der innere, ventral hervortretende Teil ist funktionell die mediale Begrenzung für den Gelenkkopf. Die kammähnliche Konfiguration der medialen Begrenzung, ihre Bildung durch eine aufgewölbte Lippe der Pars glenoidea, die durch eine ebensolche des Alisphenoid eine Verstärkung erfährt, entspricht dem durchschnittlichen Verhalten von Gorilla. Ihre Höhe ist aber deutlich niedriger als bei dieser Gattung (s. Tab. 9).

Broom (1946) hat dem Verlauf der Sutura speno-squamosa besondere Bedeutung beigemessen. Bekanntlich verläuft bei *Homo rec.* diese Naht im allgemeinen weit lateral des Foramen ovale, aber dicht neben der medialen Begrenzung der Gelenkpfanne. Aus Tab. 10 wird ersichtlich, daß wir in diesem Merkmal innerhalb und zwischen den Gattungen der recenten Hominoidea deutliche quantitative

Unterschiede vorfinden, wobei unter den Pongidae der Gorilla dem recent menschlichen Verhalten am nächsten kommt. *Paranthr. rob.* ist in diesem Merkmal nicht typisch menschlich und läßt sich ohne weiteres mit Gorilla vergleichen. Die auch innerhalb der Australopitheciden ausgeprägte Variabilität wird durch einen Vergleich der Abbildungen von *Plesianthropus transvaal.* S 5 und S 8 deutlich, bei denen die Naht ähnlich wie bei *Homo rec.* verläuft. Ähnliches gilt auch für die Form und Stellung des Foramen ovale.

Tabelle 10. Der Verlauf der Sutura spheeno-squamosa bei den erwachsenen Hominoidea:

	HO %	GO %	PA %	PO %
weit lateral des Foramen ovale	80	0	0	0
lateral des Foramen ovale	20	27	0	0
beim Foramen ovale	0	60	34	80
ins Foramen ovale	0	13	66	20

Die relativ große Geräumigkeit der Fossa glenoidalis in sagittaler Richtung bei *Paranthr. rob.* wird verständlich, wenn man sich erinnert (s. oben), daß grundsätzlich ein solches Verhalten zu finden ist, wenn vorne eine hohe und steile Eminentia articularis, hinten eine hohe und steile Gehörgangsvorderwand den querovalen Condylus umschließen, um der, bei transversalen Exkursionen der Mandibula am Ort verbleibenden Gelenkkopfwalze, eine Drehbewegung um ihre senkrechte Achse zu ermöglichen. Daher findet man sie in jugendlichen Stadien bei allen Pongidae und im Erwachsenenalter neben dem Menschen vor allem bei weiblichen Gorillas.

Für die Tiefe der „Gelenkgrube“ sind Höhe und Stellung der Eminentia articularis und der Vorderwand des Gehörganges maßgebend. Daher habe ich in Tab. 9 neben der Höhe auch die Steilheit mit der Gehörgangsvorderwand und Eminentia articularis gegenüber dem ti. d. Fossa glenoidalis ventral ragen berechnet¹.

Tab. 9 zeigt für *Paranthr. rob.*, gegenüber dem durchschnittlichen Verhalten der Pongidae, einen etwas steileren Anstieg der

¹ Zur Methode ist zu sagen, daß wie bisher an den Sagittalschnitten die Kauflächenebene durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projiziert wurde. Die Abnahme der vertikalen Maße erfolgte senkrecht zur projizierten Kauflächenebene. Diese Werte werden aber hier nicht in Prozent der ba-n-Länge, sondern in Prozent der sagittalen Abstände der am weitesten ventral ragenden Punkte der Eminentia articularis bzw. des Gehörganges vom ti. d. Fossa glenoidalis berechnet (s. auch Tab. 9).

Eminentia articularis und der Vorderwand des Gehörganges. Letztere ist aber gegenüber den Verhältnissen der weiblichen Gorillas nicht besonders gekennzeichnet, unterscheidet sich aber sehr ausgesprochen vom durchschnittlichen Verhalten des recenten Menschen.

Addiert man die Werte des Anstiegs der Eminentia articularis und der Gehörgangsvorderwand, so erhält man einen kondensierten Ausdruck für die jeweilige Tiefe der „Gelenkgrube“. Tab. 9 zeigt die durchschnittlich beim recenten Menschen sehr tiefe „Gelenkgrube“, die vor allem auf die Höhe und Steilheit des kleeblattförmigen Tympanicum zurückzuführen ist. Die bei *Paranthr. rob.*, gegenüber dem durchschnittlichen Verhalten der Pongiden, tiefere „Gelenkgrube“ verliert an Bedeutung hinsichtlich eines hominiden Merkmals, wenn man die Tiefe bei weiblichen Gorillas im Auge behält, von denen sich *Paranthr. rob.* grundsätzlich nicht unterscheidet (s. auch Abb. 6). Die sehr viel größere Tiefe der „Gelenkgrube“ bei *Homo rec.* ist, wie früher gezeigt wurde, eine direkte Folge der ontogenetisch zunehmenden Winkelung zwischen Pars tympanica und Pars glenoidica, entsprechend einer solchen zwischen BO und BS. Vergleicht man in Abb. 6 die Verhältnisse von *Paranthr. rob.* mit denen des weiblichen Gorilla, so wird deutlich, daß weder eine deutliche dorsale Verlagerung der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Ebene, noch eine stärkere Drehung der Pars tympanica gegenüber der Pars glenoidica in sagittal-vertikaler Richtung festzustellen ist.¹ Die bei *Paranthr. rob.* ventral am Gehörgang gelegene Kante finden wir gleicherweise bei Gorilla von innen nach außen durchlaufend. Mit der Crista tympanica des Menschen hat sie nichts gemein.

Untersucht man aber die Lage des Gehörganges in transversal-vertikaler Richtung, so zeigt sich ein wesentlicher Unterschied gegenüber den erwachsenen, recenten Pongidae, wenn auch rein quantitativer Natur (s. Frontalschnitt der Abb. 6): Bei *Paranthr. rob.* weicht der Gehörgang praktisch nicht, wie immer bei den erwachsenen Pongidae lateral-dorsal zurück, sondern behält eine annähernd horizontale Stellung von innen nach außen bei. Hier sind infolge der Reduktion des Kauapparates, bei gleichzeitiger Vergrößerung des Gehirns (Großhirnhemisphären), Kiefergelenk und Gehörgang viel weitgehender wie bei den Pongidae unter dem Hirn-

¹ Diese Tatsache deutet klar darauf hin (s. o.), daß bei *Paranthr. rob.* die Schädelbasisknickung noch viel mehr mit der der Pongiden (vor allem der weiblichen Tiere), als mit der des rezenten Menschen übereinstimmt.

schädel gelegen und eine Stellungsdivergenz in transversal-vertikaler Richtung zwischen Gehörgang und Pars glenoidea kaum angedeutet.

Diese Tatsache ist aber von ausschlaggebender Bedeutung für den Eindruck der „Gelenkgrube“. Neben der geringeren Höhe des Proc. postglenoidalis (s. Tab. 9), die aber weder für eine bessere Übereinstimmung mit dem Menschen, noch mit der der Pongiden spricht (s. oben), ist es vor allem der auch im lateralen Abschnitt die Fossa glenoidalis hoch überragende tympanale Gehörgang, der den unscheinbaren Eindruck des Proc. postglenoidalis vermittelt.¹

Die enge Anlehnung dieses hinteren Begrenzungspfegers an die Gehörgangsvorderwand ist mit eine Folge dieser Verhältnisse und wird vereinzelt auch bei den Pongidae gefunden. Aber auch bei den Australopitheciden, wie übrigens auch beim recenten Menschen, kommen die mehr isoliert stehenden Formen vor. Broom und Robinson (1951), die die Originale am besten kennen, betonen auch ausdrücklich die Variabilität in Größe und Stellung des Proc. art. post.

Die Länge des tympanalen Gehörgangs (medial-lateral) ist bei *Paranthr. rob.* mit der der Pongidae zu vergleichen, während er bei *Plesianthr. transv.* relativ kürzer ist und besser mit den recent hominiden Verhältnissen übereinstimmt.

Schließlich ist zur Abrundung des Bildes noch zu erwähnen, daß bei *Plesianthr. transv.* SV (bei dem die Basis erhalten ist) die Pars petrosa wenig pneumatisiert erscheint und deutlich konturiert ist, andererseits aber das Foramen lacerum ant. noch spaltförmig zu Gesicht kommt, wie man es auch bei den Pongidae findet. Die Winkelung zwischen der längsten Achse von Pars petrosa und Gehörgang ist weniger stark wie bei den Großaffen, aber umgekehrt gleichen nach Angaben von Ashton und Zuckerman (1952) die Pars mastoidea und die Fossa digastrica bei *Paranthr. rob.* und *Plesianthr. transv.* wieder viel mehr dem Bild der Pongidae.

Eine genaue metrische Analyse bei *Paranthropus robustus* und ein morphologischer Vergleich von Abbildung der Funde von *Paranthropus crassidens* und *Plesianthropus transvaalensis* lassen erkennen, daß man bei der Beurteilung der verschiedenen Merkmale der Regio temporo-mandibularis erstens das Gesamtverhalten von Gehirn- und Gesichtsschädel, zweitens die mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates und drittens die Variabilität der Merkmale berücksichtigen muß. Das Bild der Gelenkgegend der Australopitheciden wird gekennzeichnet durch die evolutive Vergrößerung des Gehirns bei gleichzeitiger Reduktion des Kau-

¹ Kälén (1949) spricht fälschlicherweise von seinem Fehlen.

apparates. Diese Relation wirkt sich vor allem auf die Gelenklage und die Stellung der Pars tympanica zur Pars glenoidea aus, die beide wiederum für die Tiefe der „Gelenkgrube“ verantwortlich sind. In guter Übereinstimmung mit dem Verhalten der Bezahnung und des Beckens (Clark, 1949, 1950, 1952, 1955) ist auch die laterale Schädelbasis der Australopitheciden morphologisch als eine Zwischenstufe zwischen den Pongiden (vor allem der weniger spezialisierten weiblichen Tiere) und dem Menschen anzusehen, wobei im Bereich des Kiefergelenks die einzelnen Gruppen (Paranthropus, Plesianthropus usw.) verschieden weit fortgeschritten sind.

Die quantitative Entwicklung der Merkmale im Bereich der Regio temporo-mandibularis wird besonders deutlich, wenn man nun die nächste Evolutionsstufe (hier nicht im Sinne einer direkten Folge, sondern als morphologisches Vorstellungsschema gemeint), die erwachsenen Individuen der **Pithecanthropusgruppe** betrachtet. Hier ist die evolutive Entwicklung des Gehirns und gleichzeitig die Reduktion des Kauapparates noch weiter fortgeschritten, und dementsprechend hat sich auch die Gelenkgegend weiter in Richtung zum recenten Menschen differenziert.

Weidenreich hat sich in seiner 1943 erschienenen Monographie über die Schädel von *Pithecanthropus e. pekinensis* eingehend mit der Gestaltung der Gelenkgegend auseinandergesetzt. Ich werde mich daher auf einige grundsätzliche Fragen beschränken und kann im übrigen auf seine detaillierten Merkmalsanalysen verweisen.

Für diese Untersuchung standen mir Abgüsse der Schädel S II und S III, beide Locus L, sowie die Rekonstruktion eines weiblichen *Sinanthropus*-Schädels von Weidenreich und Swan (1937) zur Verfügung, die durch die subtile Ausarbeitung der Regio temporo-mandibularis brauchbar waren. Bei dem in Abb. 7 wiedergegebenen *Sinanthropus*-Schädel handelt es sich um S II, wobei der Gesichtsschädel nach der genannten Rekonstruktion eingezeichnet wurde.

Weidenreich (1943) legt Wert auf die Feststellung der ausgeprägten Tiefe der „Gelenkgrube“ bei den *Sinanthropus*-Funden. Fertigt man Sagittalschnitte nach der bisher geübten Methode an und legt man entsprechend der Rekonstruktion die Kauflächenebene durch den ti. d. Fossa glenoidalis, so kann man hinsichtlich der beiden für die Tiefe der „Gelenkgrube“ maßgebenden Bildungen, die Eminencia articularis und die Vorderwand des Gehörganges feststellen:

Weder in der Höhe der *Eminentia articularis* noch der Gehörgangsvorderwand sind die Verhältnisse bei den beiden genannten Schädeln von *Sinanthropus* gegenüber dem recenten Menschen sonderheitlich gekennzeichnet (s. Abb. 7 und Tab. 9). Die Beispiele zweier Beira-Neger zeigen, daß die Variabilität (innerhalb einer Rasse!) auch beim heutigen Menschen sehr beträchtlich ist.

Auch wenn man den Anstieg der *Eminentia articularis* und der Gehörgangsvorderwand berechnet und aus beiden Werten die Tiefe der „Gelenkgrube“ ermittelt (s. Tab. 9), sind beide *Sinanthropus*-schädel in keiner Weise gegenüber dem recenten Menschen hervortretend. Die Schlußfolgerung von Weidenreich (1943), daß die Tiefe und Enge der „Gelenkgrube“ bei *Sinanthropus* darauf hinweise, daß diese Gruppe sich noch mehr wie der recente Mensch von den Pongiden entfernt habe, wird bei Beachtung der Variabilität hinfällig.

Ähnlich verhält es sich auch mit dem Hinweis, bei *Sinanthropus* sei an Stelle eines *Tuberculum articulare* ein *Planum articulare* getreten. Die Variabilität in der Morphologie bei *Homo rec.* und den Pongidae zeigt eindeutig, daß es sich um individuelle Variationen handelt, denen keine signifikante Bedeutung zukommt.

Black (1931) und Weidenreich (1943) betonen, wie bei der *Sinanthropus*-gruppe der *Processus postglenoidalis* durch eine breite Leiste (*Crista postglenoidalis*) ersetzt sei. Ich habe wiederholt darauf hingewiesen, daß gerade der hintere Begrenzungspfeiler in Form, Größe und Höhe sehr variabel ist. Außerdem ist bei allen Schädeln von *Sinanthropus* der lateral hintere Teil der Gelenkpfanne beschädigt, so daß man auch aus diesem Grunde mit weitreichenden Schlußfolgerungen zur Vorsicht genötigt ist.

Phylogenetisch wesentlich interessanter ist die Gestaltung des tympanalen Gehörgangs. Gegenüber den Verhältnissen bei *Paranthr. rob.* ist hier die Vorderwand wirklich hoch und steil (s. Abb. 7 und Tab. 9). Die Winkelung in sagittal-vertikaler Richtung zwischen *Pars tympanica* und *Pars glenoidea* ist stärker und nähert sich schon den recent hominiden Verhältnissen. Beachtet man aber die Konfiguration des tympanalen Gehörgangs genauer, so erkennt man, daß hier eine freie *Crista tympanica* noch fehlt und die dachfirstähnliche Gestaltung noch ausgeprägt ist. Der Übergang zum recenten Menschen ist hier aber fließend, denn auch bei ihm findet man an einem größeren Material, wenigstens angedeutet, solche mehr röhrenförmige Bildungen.

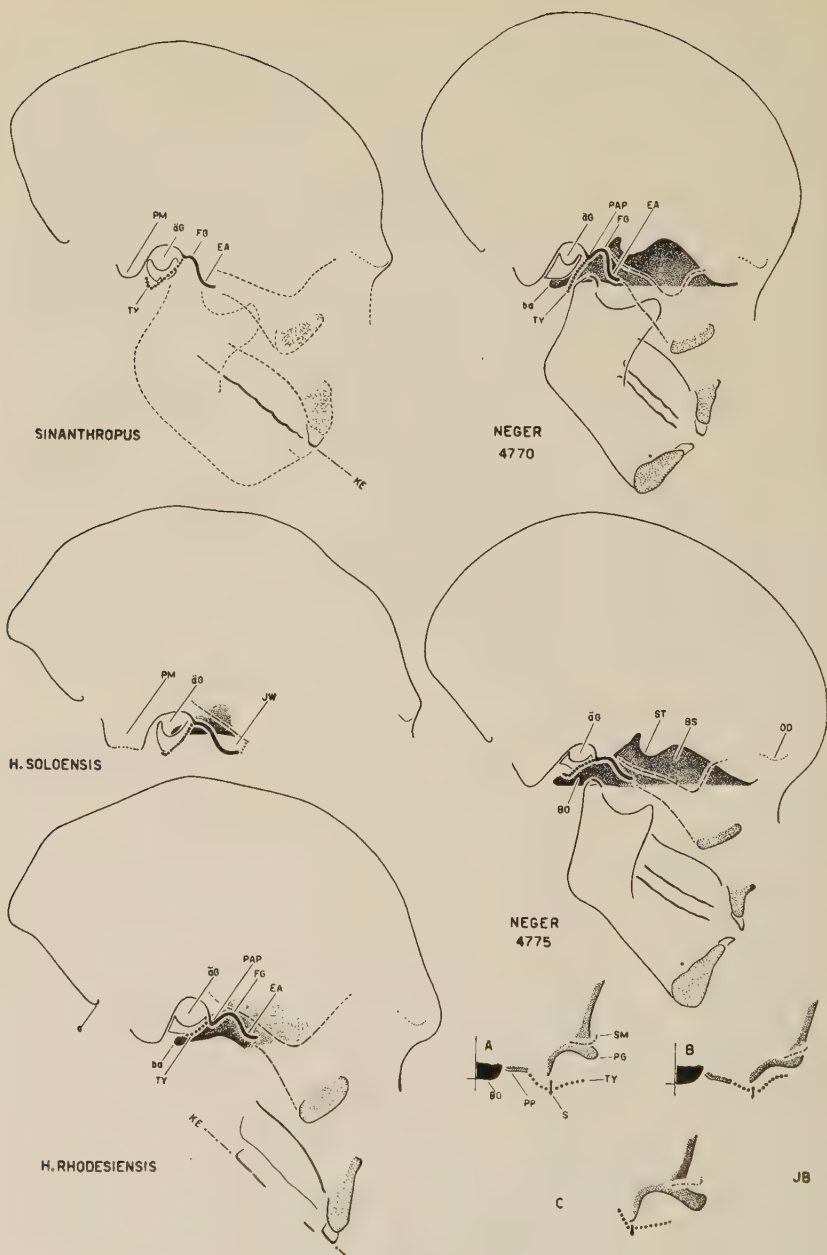


Abb. 7. Sagittal- und Frontalschnitte bei einigen fossilen Hominidae verglichen mit *Homo rec.* (Beira Neger) (etwa $\frac{1}{4}$ nat. Größe). (Darstellungsmethode siehe Abb. 1 und Erläuterungen im Text.)

Auch in der Lage des Kiefergelenks und der Stellung des Gehörgangs in transversal-vertikaler Richtung entspricht *Sinanthropus* weitgehend recent menschlichen Verhältnissen (s. Abb. 7, Frontalschnitte).

Nach den Abbildungen der Monographie von v. Koenigswald (1940) ist die *Regio temporo-mandibularis* von *Pithecanthropus II* in grundsätzlicher Übereinstimmung mit den *Sinanthropus*-fossilien. Vergleicht man den kindlichen Schädel von Modjokerto mit den erwachsenen Exemplaren der *Pithecanthropus*-Gruppe, so kann man daraus schließen, daß die *Regio temporo-mandibularis* sich in ihrer Entwicklungsrichtung im Verlauf der Ontogenie in Übereinstimmung mit dem heutigen Menschen befindet, daß aber die recent menschlichen Spezialisierungen in ihrem vollen Ausmaß noch nicht erreicht wurden, weil die Gehirndifferenzierung einerseits und die Reduktion des Kauapparates andererseits noch weniger weit fortgeschritten ist. Das Wesentliche erscheint mir dabei, wie man diese evolutiven Tendenzen von Neuro- und Splanchnocranium auch im Bereich der Gelenkgegend verfolgen kann, weil eben die *Pars glenoida* mit all ihren morphologischen Einzelheiten sich eng mit dem

Zu Abb. 7 (Seite 340)

Sagittalschnitte:	<i>Sinanthropus S II</i>
	<i>Homo soloensis S V</i>
	<i>Homo rhodesiensis</i>
	<i>Homo rec. Beira Neger, adult (4770)</i>
	<i>Homo rec. Beira Neger, adult (4775)</i>
Frontalschnitte:	A <i>Homo rec. Beira Neger (4775)</i>
	B <i>Homo rec. Beira Neger (4770)</i>
	C <i>Sinanthropus</i> (Rekonstruktion von Weidenreich u. Swan)

Erläuterung der Zeichen:

ba	= Basion
O	= Opisthion
BO	= Basioccipitale
BS	= Basisphenoid
EA	= Eminentia art.
FG	= Fossa glenoid.
äG	= äußere Gehöröffnung
JW	= hintere Jochbogenwurzel (<i>Pars glenoida</i>)
KE	= Kauflächenebene
OD	= Dach der Orbita
PAP	= Proc. art. post.
PG	= <i>Pars glenoida</i> — geschnitten in Höhe der Fossa glenoid.
PM	= <i>Pars mastoidea</i>
PP	= <i>Pars petrosa</i>
S	= Durchtritt des Proc. styloid.
ST	= Sella turcica
TY	= <i>Pars tympanica</i> — an Sagittalschnitten: medial des Proc. art. post. genommen; an Frontalschnitten: die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen

Gesichtsschädel und mit der Bezahnung und Kaumuskulatur entwickelt, während der Gehörgang in seiner Lage und Stellung gegenüber der Pars glenoidea weitgehend von der Differenzierung des Gehirns bestimmt wird. Gerade in den verschiedenen Entwicklungstendenzen von Pars glenoidea und Pars tympanica liegt der phyletisch-diagnostische Wert der Regio temporo-mandibularis begründet.

Von der **Neanderthalgruppe** standen mir Abgüsse von *Homo soloensis* (S V, S VI) und *Homo rhodesiensis* zur Verfügung, die zeigen, wie wichtig es ist, auf die Variabilität zu achten.

Wie Weidenreich (1943) betont hat, liegt diese Gruppe in der Ausbildung der Regio temporo-mandibularis innerhalb der Variationsbreite von *Homo rec.* Die Sagittalschnitte der Abb. 7 von *H. soloensis* und *H. rhodesiensis* im Vergleich zu zwei recenten Beira-Negern zeigen anschaulich, wie wenig Begriffe, wie tiefe „Gelenkgrube“ und hohes Tuberculum articulare, im Einzelfall bedeuten. Beim Rhodesier sind Höhe und Anstieg der Eminentia articularis gering, möglicherweise im Zusammenhang mit der starken Abkauung der Zähne. Umgekehrt ist aber hier der Proc. art. post. ausgesprochen groß (s. Tab. 9). Bei *H. soloensis* (S V, S VI) entsprechen Höhe und Anstieg der Eminentia articularis den durchschnittlichen recent menschlichen Verhältnissen, während der hintere Begrenzungspfeler sehr klein ist, ja bei S V praktisch fehlt, wie es ähnlicherweise für die Schädel von Spy (Klaatsch, 1902) beschrieben wurde.

Ein Vergleich der morphologischen Gestaltung des Gehörgangs zeigt ähnliches: Soweit man an den Abgüssen ersehen kann, ist die Form des Tympanicum bei *H. soloensis* noch gut mit den Verhältnissen von *Sinanthropus* zu vergleichen. Die beträchtliche Größe des Gehörgangs, die Dicke der Wandung sowie die immer noch ange deutete Dachfirstform ist in guter Übereinstimmung mit den Funden von Chou-kou-tien¹. Demgegenüber ist beim Rhodesier, vor allem im medialen Abschnitt des Gehörgangs, die Plattenbildung mit einer freien Crista tympanica deutlich und ebenso die Reduktion der Wandungsdicke.

Verfolgt man die Ausbildung des Tympanicum im Verlauf der menschlichen Phylogenie, so sind drei Faktoren für die Gestaltung maßgebend:

¹ Einzelheiten s. Weidenreich (1951).

1. Von der *Pithecanthropus*-Gruppe über die Neanderthalfunde bis zum recenten Menschen stellt man eine individuell wechselnde, aber kontinuierliche Reduktion des knöchernen Gehörgangs fest, die sich in Länge und Dicke der Wandung prägt. Die individuelle Variabilität wird auch an einem größeren Material des recenten Menschen sehr deutlich.

2. Bei einer gewissen individuellen Freiheit (s. Abb. 7, Beira-Neger) ist in sagittal-vertikaler Richtung eine grundsätzlich gleiche Haltung von Pars tympanica und Basisoccipitale festzustellen, während die Pars glenoidea enge Beziehungen zum Basisphenoid hat. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der recenten Hominoidea darf man annehmen, daß im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte sich die beim heutigen Menschen deutliche Schädelbasis-kyphose (Variabilität beachten!) ganz allmählich entwickelt hat, und zwar in direktem Zusammenhang mit der evolutiven Vergrößerung des Gehirns, wobei möglicherweise die gleichzeitige Reduktion des Kauapparates eine zusätzliche Rolle spielt. Diese Tendenz zeigt sich im Bereich der Gelenkgegend durch eine zunehmende Winkelung der Pars tympanica zur Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung. Beide Momente, die Reduktion des Gehörgangs und die zunehmende Drehung der Pars tympanica, führen im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte zu einer plattenähnlichen Ausbildung des Gehörgangs, wobei aber im Einzelfall Drehung und Reduktion verschieden schnell erfolgen.

3. In transversal-vertikaler Richtung werden Kiefergelenk und Gehörgang im Verlauf der Stammesgeschichte, entsprechend der sich verändernden Relation Neurocranium/Splanchnocranium immer mehr unter den Hirnschädel verlagert. Durch die phylogenetische Zunahme der Großhirnhemisphären kommt es immer mehr zu einer Einebnung der Schädelbasis in Höhe der Linie Auriculare—Auriculare.

Diese Momente sind bestimmend dafür, daß der Gehörgang im Verlauf der menschlichen Ontogenie und Phylogenie eine immer waagrechttere Stellung einnimmt und zusammen mit der Drehung der Pars tympanica in sagittal-vertikaler Richtung zunehmend eine frontal gestellte Platte bildet, die die Gestaltung einer immer tiefer werdenden „Gelenkgrube“ begünstigt und so den Proc. postglenoidalis immer unscheinbarer werden läßt.

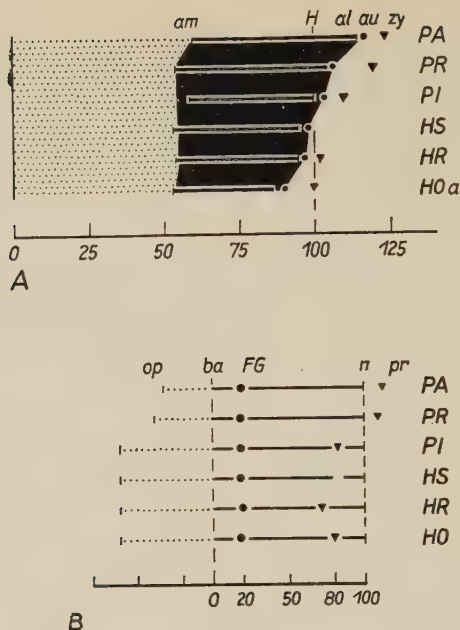


Fig. 4. Die transversale und sagittale Lage des Kiefergelenkes bei *Paranthropus rob.*, *Sinanthropus*, *H. soloensis* und *H. rhodesiensis* verglichen mit recenten Hominoidea.

A Die Breite und transversale Lage der Gelenkpfanne gegenüber dem Hirnschädel.

(Dabei wurde die Strecke Basion-Euryon = 100 % angenommen. Siehe Fig. 2.)

Erläuterung der Zeichen:

- PA = Pan (Mittelwerte der erwachsenen, weiblichen Tiere)
 PR = *Paranthr. rob.*
 PI = *Sinanthropus S II*
 HS = *H. soloensis* (Mittelwerte von S V und S VI)
 HR = *H. rhodesiensis*
 HOa = *Homo rec.* (Werte eines erwachsenen, männlichen Alaska Indianers)
 al = lateraler Rand der Gelenkpfanne
 am = medialer Rand der Gelenkpfanne
 au = Auriculare (Schädelbasisbreite)
 H = Euryon (Hirnschädelbreite)
 zy = Zygon (Jochbogenbreite)

B Die sagittale Lage des Kiefergelenkes (Fixpunkt: ti. d. Fossa glenoidalis) gegenüber der Basion—Nasion- bzw. Opisthocranion—Nasion-Länge.

(Dabei wurde die Strecke Basion—Nasion = 100% angenommen. Siehe auch Fig. 3.)

Erläuterung der Zeichen:

- PA = Pan (Mittelwerte der erwachsenen, weiblichen Tiere)
 PR = *Paranthr. rob.*
 PI = *Sinanthropus S II*
 HS = *H. soloensis* (Mittelwerte von S V und S VI)
 HR = *H. rhodesiensis*
 HO = *Homo rec.* (Mittelwerte erwachsener, männlicher und weiblicher Individuen)
 ba = Basion
 n = Nasion
 op = Opisthocranion
 pr = Prosthion
 FG = Fossa glenoidalis

In der graphischen Darstellung Fig. 4 sind die Lagebeziehungen des Kiefergelenkes der hier besprochenen fossilen Hominoidea wiedergegeben. Es ist daraus zu ersehen, daß im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte das Kiefergelenk sich verschmälert und dadurch gegenüber dem Hirnschädel immer mehr nach innen verlagert wird. Während die mediale Schädelbasisbreite (s. Gelenklage der recenten Hominoidea) im Verhältnis zur Hirnschädelbreite relativ konstant bleibt, verschmälert sich der horizontale Anteil der Pars squamosa in direktem Zusammenhang mit der Reduktion des Kauapparates, während andererseits die Schläfenschuppe zunehmend höher wird.

In sagittaler Richtung kommt das Kiefergelenk immer zentraler unter den Hirnschädel zu liegen. Wiederum im Zusammenhang mit der Evolution des Gehirns. Untersucht man aber die Position der Fossa glenoidalis gegenüber der Schädelbasis so ist eine Konstanz auffallend. Bei den recenten und fossilen Hominoidea ist das Kiefergelenk in sagittaler Richtung eng an die Entwicklung der medialen Schädelbasis gebunden, die in ihrer Länge Beziehungen zum Hirnschädel und zum Gesichtsschädel zeigt.

Für die vertikale Lage der Fossa glenoidalis gegenüber der ba-n-Ebene ist die Haltung von BO und BS zu beachten, d. h. je ausgeprägter die Basiskyphose, desto dorsaler liegt die Fossa glenoidalis über der ba-n-Ebene. Während sich bei *Paranthr. rob.* die vertikale Lage des Kiefergelenks und die Haltung der Schädelbasis sicher nur wenig von den Verhältnissen beim weiblichen Gorilla unterscheidet (s. Abb. 6), ist bei *Homo rhodesiensis* kein großer Unterschied (wenn man die Variabilität beachtet) mehr gegenüber *Homo rec.* vorhanden, d. h. die Fassa glenoidalis liegt auf Grund einer deutlichen Schädelbasiskyphose gegenüber der ba-n-Ebene dorsaler wie bei *Paranthr. rob.* (s. Abb. 7).

Vergleicht man die hier besprochenen fossilen Hominoidea im Sinne von Entwicklungsstufen, so wird uns ein Vorstellungsschema eröffnet, das uns zeigt, wie sich die Regio temporo-mandibularis im Verlauf der Stammesgeschichte bis zu den recent menschlichen Verhältnissen entwickelt hat. Dabei wurde es deutlich, daß sowohl die Reduktion des Kauapparates wie die Spezialisierung des Neurocranium mit all ihren Folgen für die Gestaltung der Schädelbasis von Bedeutung sind. Erst der Vergleich der fossilen Funde mit den recent menschlichen und pongiden Merkmalen der *Articulatio temporo-mandibularis*, bei Beachtung der gesamten Entwicklung

des Schädels, erlaubt eine Charakterisierung der einzelnen Stufen, die sich aber nicht in Begriffen wie tiefe „Gelenkgrube“, hohes Tuberculum articulare, kleiner Proc. postglenoidalis erschöpfen darf. Je phylogenetisch tiefer die fossilen Hominoidea stehen, desto schwieriger ist die Diagnose gegenüber den recenten Pongidae, vor allem wenn man nicht die spezialisierteren männlichen Tiere, sondern die grundsätzlich konservativeren weiblichen Individuen im Auge behält. Die Variabilität der Merkmale, die durch ihre Kombination erst das jeweilige Bild charakterisieren, ist sowohl bei den fossilen wie bei den recenten Hominoidea sehr beträchtlich. Schließlich ist auch besonders auf das individuelle Alter der Funde zu achten, da die Übereinstimmung aller Hominoidea in frühontogenetischen und kindlichen Stadien im Bereich der Gelenkgegend bemerkenswert ist.

III. Die niederen Ostaffen

Für die ontogenetische Entwicklung der Articulatio temporomandibularis der Cercopithecidae sind generell dieselben Entwicklungstendenzen gültig, wie sie bei der Besprechung der Pongidae und Hylobatidae geschildert wurden. Die weitgehende Übereinstimmung der Kiefergelenkgegend in frühontogenetischen Stadien bei allen catarrhinen Primaten ist auf die Einheitlichkeit der ontogenetischen Anlagen, auf die relative Funktionslosigkeit des Kauapparates und auf die bei allen Gattungen ähnliche Größenrelation von Neurocranium und Splanchnocranium (für *Macaca* und *Colobus* s. Schultz, 1924, 1937) zurückzuführen.

Mit dem Durchbruch der Milchzähne erfolgt auch bei den niederen Ostaffen eine Differenzierung der Gelenkpfanne und des Gelenkkopfes, die mit einer Horizontaleinstellung der Pars glenoida in transversal-vertikaler Richtung und dem Neuauftreten einer Eminentia articularis, im Zusammenhang mit einer Aufrichtung und Erhöhung des Ramus ascendens mandibulae und einer Überhöhung und Richtungsänderung des Condylus und seiner Gelenkfläche einhergeht. Der inzwischen zu einer Halbröhre ausgewachsene Annulus tympanicus begrenzt zu diesem Zeitpunkt noch bei allen niederen Ostaffen die Gelenkpfanne neben dem Proc. articularis post. hinten. Die relativ hohe und steile Vorderwand des Gehörgangs (s. Tab. 11) und die noch bei allen wulstähnliche Eminentia articularis bedingen auch hier eine querovale, geräumige und ziemlich tiefe „Gelenkgrube“ (s. Abb. 9).

Tabelle 11 Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei den niederen Ostaffen (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge

(Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenebene).

Gattungen bzw. Arten	Altersstadien	Anzahl	Höhe der Eminentia articularis	Höhe der medialen Begrenzung	Höhe der Proc. art. post.	Höhe der Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
Nasalis	adult	4	2,1	5,2	7,3	8,0
	♀	2	1,9	5,3	6,7	11,1
	♂	2	2,2	5,1	7,8	6,5
Papio sphinx	inf. II	2	1,7	6,8	8,9	17,9
	juv.	2	1,6	4,7	7,2	8,4
	adult	5	0,3	3,4	10,7	1,9
	♀	1	0,5	3,3	12,6	+ 8,0
	♂	4	0,1	3,5	9,9	— 1,0
Macaca mulatta	inf. I	2	0,0	5,4	7,0	—
	inf. II	2	2,3	6,3	6,6	17,1
	adult	8	2,4	6,4	9,0	6,4
	♀	4	2,3	6,6	11,2	9,0
	♂	4	2,4	6,2	7,0	4,0
Macaca philippin.	adult	5	0,1	1,8	10,7	1,0
	♀	2	0,4	1,9	11,9	+ 9,6
	♂	3	0,1	1,7	10,2	— 1,9

Erst mit der zunehmenden Vervollständigung des Dauergebisses beginnen sich deutliche Gattungs- und Geschlechtsunterschiede in der Kiefergelenkgegend herauszubilden, die verständlich werden, wenn man auf die drei wesentlichsten Entwicklungstendenzen achtet: Erstens die ontogenetischen Wachstumsraten von Neuro- und Splanchnocranium. Zweitens die im Verlauf der Entwicklung sich verändernden statischen Verhältnisse des Kauapparates und drittens das Auftreten und die Differenzierung der Kaufunktion an sich.

Grundsätzlich weichen auch bei den niederen Ostaffen die männlichen Individuen im Gelenkverhalten stärker von den jugendlichen Stadien ab wie die weiblichen, vor allem bei den Gattungen, wo ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus in der Bezahnung und der Ausbildung des Splanchnocraniums besteht (s. Tab. 12, *Papio sphinx*.) Betont werden muß, daß es sich auch bei den Cercopithecidae um ontogenetische Spezialisierungen handelt und daß auch hier bis zur Vollendung des Milchgebisses die konstruktiven Merkmale des Kauapparates und des Kiefergelenkes in ihrer Entwicklung und Gestaltung mit denen der höheren Primaten übereinstimmen. Das gilt auch für eine im Erwachsenenalter bei männlichen Tieren im Bereich des Kauapparates und Gesichtsschädels so extrem spezialisierte Form wie den Mandrill. Das wesentliche Charakteristikum des Primatenkiefergelenkes: die freie Beweglichkeit der Condylen auf einer Facies präglenoidalis, ist bei allen niederen Ostaffen gegeben. Alle individuellen und gattungsmäßigen Unterschiede in der Ausbildung der einzelnen Merkmale sind rein quantitativer Natur und im Bereich der Pars glenoida mechanisch-statisch bedingt.

Bei den erwachsenen Tieren von *Nasalis*¹ findet man im Bereich der Backenzahnreihen von Ober- und Unterkiefer Abkauererscheinungen (Querjochbildung), die mit Sicherheit darauf hinweisen, daß die Nahrungsverarbeitung in erster Linie durch transversale Exkursionen der Mandibula bewerkstelligt wird (s. Abb. 8). Wir finden folgende Merkmale: Der Unterkieferast ist gegenüber dem Körper steil aufgerichtet. Seine Höhe ist (in Prozent der Alveolarbogenlänge) mit der der Pongidae zu vergleichen (s. Tab. 5), und dementsprechend ist auch bei *Nasalis* das Kiefergelenk hoch über der Kaufläche gelegen. Der Condylus (im Umriß queroval) zeigt eine in sagittal-vertikaler Richtung praktisch in ihrer Gesamtheit nach oben blickende Gelenkfläche, die flach konvex ist und eine deutliche Unterteilung in einen vorderen und hinteren Abschnitt höchstens angedeutet aufweist (s. Abb. 8). Die Ausbildung relativ kräftiger, deutlich nach außen gehenkelter Jochbogen, die Stellung und Form des Ramus ascendens mit dem breiten Angulus mandibulae und die Richtung der Condylen gegen die Eminentia articularis deuten mit Sicherheit darauf hin, daß bei *Nasalis* der Masseter-Pterygoideuschlinge eine wichtige funktionelle Bedeutung zukommt und daß auch der Temporalis in seiner Gesamtzugrichtung relativ steil von oben kommend am Kronenfortsatz einstrahlt.

¹ *Colobus* stimmt in den hier besprochenen Merkmalen mit *Nasalis* überein.

Im Bereich der Gelenkpfanne finden wir bei Erwachsenen eine in sagittaler Richtung kurze, quergestellte, rinnenförmige Fossa glenoidalis, die hinten von einem ähnlich hohen Proc. art. post. wie bei Siamang begrenzt wird (s. Tab. 11). Im medial hinteren Abschnitt bildet ein meist konturierter, röhrenförmiger tympanaler

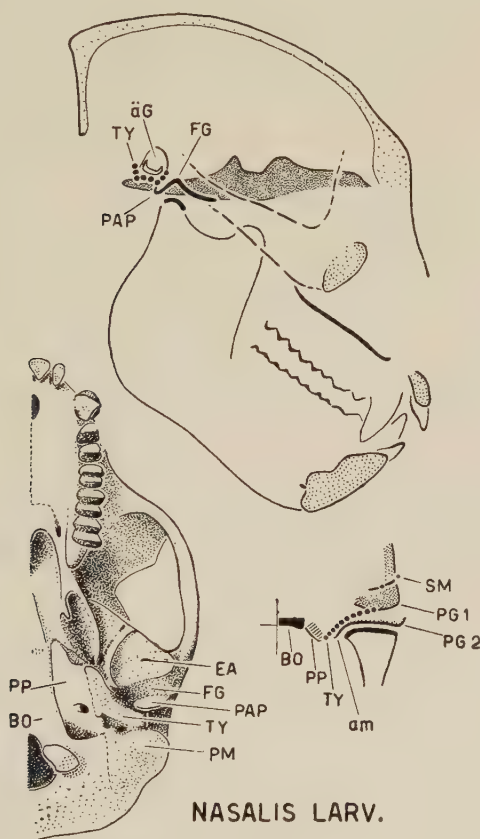


Abb. 8. Sagittal- und Frontalschnitte sowie Ansicht der Gelenkgegend bei einem männlichen, adulten Nasalis ($1\frac{1}{2}$ nat. Größe). (Darstellungsmethode siehe Abb. 1 ebenso die Erläuterung der Zeichen.)

Gehörgang den Abschluß. Nach vorne schließt sich eine im Sagittalschnitt flach konvexe, im Umriß breit-zungenförmige Eminentia articularis an, die in ihrer transversal-vertikalen Kontur mit dem flach konvexen Condylus wie Schlüssel und Schloß übereinstimmt (s. Frontalschnitt der Abb. 8). Eine medial-ventralansteigende Pars entoglenoidea bildet funktionell eine Führung für den Gelenkkopf.

Vergleichen wir diese morphologische Gestaltung der Articulation temporo-mandibularis mit der der Hominoidea, so ist kein grundsätzlicher konstruktiver Unterschied festzustellen. Damit ist aber zweierlei bewiesen: Erstens, daß das Kiefergelenk der catarrhinen Primaten dem Unterkiefer Exkursionsmöglichkeiten in allen drei Richtungen des Raumes erlaubt und zweitens, daß die spezialisiert ausgebildeten transversalen Bewegungen der Mandibula bei *Nasalis* keinen grundsätzlichen Umbau des Gelenkes erforderten. Die Abschleifungen der Zahnreihen zeigen eindeutig, daß alternierend propalinale Bewegungen der Condylen auf der Eminentia articularis stattfinden.

Die Ansicht von Polak (1908), daß bei *Colobus* eine Beweglichkeit der Condylen in oral-aboraler Richtung fehle, ist sicher falsch. Nach eigenen Untersuchungen und nach den Angaben von Ayer (1948) und Sullivan (1933) kann es als gesichert gelten, daß bei allen niederen Ostafien die ganze Länge der Facies präglenoidalis als Bewegungsbahn für die walzenförmigen Condylen beim Öffnen und Schließen des Maules, aber auch bei propalinalen und transversalen Exkursionen des Unterkiefers dient. Mit reinen Scharnierbewegungen ist bei keiner Gattung der Simiae zu rechnen.

Zweifellos bestehen von Gattung zu Gattung innerhalb der catarrhinen Primaten Unterschiede in der Kombination und Ausprägung dieser drei Bewegungsmöglichkeiten. Neben der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung spielt die Lautgebung und das Aufreißen des Maules als Drohgebärde eine zusätzliche Rolle bei der Ausbildung der Gelenkbahn für die Condylen.

Die Gattung **Macaca** ist im generellen Bauplan der Regio temporo-mandibularis mit den Colobinae zu vergleichen. In der feineren Morphologie des Gehörgangs und der Pars petrosa sowie in den mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates und der Ausbildung von Gelenkkopf und Gelenkpfanne sind jedoch quantitative Veränderungen vorhanden.

Die vorwiegend mechanisch-statische Bedingtheit des quantitativ veränderten Kiefergelenks zeigt sich besonders anschaulich, wenn man innerhalb der Gattung *Macaca* *M. mulatta* und *M. philippinensis* einander gegenüber stellt. *M. mulatta* tendiert in der Gestaltung des Schädels und des Unterkiefers noch in Richtung *Nasalis*, *M. philipp.* nähert sich in den konstruktiven Merkmalen deutlich *Papio sphinx* (s. unten).

	M. mulatta	M. philipp.
	(M)	(M)
Die Basion-Prosthion-Länge in Prozent der Basion-Nasion-Länge	131	145
Die funktionelle Länge des Unterkiefers ¹ in Prozent der Basion-Nasion-Länge	130	146
Die Höhe des Ramus ascendens mandibulae in Prozent der Alveolarbogenlänge	83	67
Die Breite der Gelenkpfanne in Prozent der Hirnschädelbreite	28	23

Stellt man diese beiden Arten von *Macaca* einander gegenüber, so ist die Gesichtslänge und die funktionelle Länge des Unterkiefers bei *M. philipp.* relativ größer, die Höhe des Unterkieferastes aber gegenüber *M. mulatta* vermindert. Im Bereich des Kiefergelenks zeigt *M. mulatta* eine relativ breitere Gelenkfläche, entsprechend den stärker ausladenden Jochbogen. Der Condylus ist in sagittal-vertikaler Richtung in zwei gegeneinander gewinkelte Gelenkflächen unterteilt, deren hintere, rückwärts blickende, bei *M. philipp.* relativ viel flächenhafter ist wie die vordere, nach oben gerichtete. Daraus ergibt sich nach unseren bisherigen Untersuchungen, daß bei *M. philipp.* die mehr horizontal von hinten kommenden Faserzüge des Temporalis ein größeres Gewicht, gegenüber den nach oben gerichteten Muskelfasern, gewonnen haben.

Die Gelenkpfanne zeigt diese, erst bei Erwachsenen ausgeprägten, veränderten funktionellen Verhältnisse, neben einer relativ geringeren Breite der Gelenkpfanne (entsprechend einer kleineren Jochbogenbreite), vor allem in den vertikalen Dimensionen der Emientia articularis und der medialen Begrenzung (s. Tab. 11).

Tabelle 12 Die Basion-Prosthion-Länge in Prozent der ba-n-Länge
(Mittelwerte)

	HO	GO	PA	PO	GI	SI	NA	PP
inf. I	97	108	109	112				
inf. II	95	118	115	116	104			117
adult	101	141	139	162	118	130	128	187
♀	100	134	138	156	117		124	165
♂	102	144	140	168	120		130	193

¹ Projectivische Entfernung vom Condylus bis zur Schneide des Incisivus I.

Die Konsequenzen die man daraus zu ziehen hat, werden bei einer Analyse des Kauapparates von **Papio sphinx** deutlich. Dabei ist hier der sehr ausgeprägte Geschlechtsunterschied in der Gestaltung der Bezahnung und des Gesichtsschädels bemerkenswert (s. Tab. 12). Ein Vergleich der Abb. 1, 3, 7, 8 und 9 zeigt anschaulich, daß sich beim Mandrill nicht nur das Größenverhältnis von Neurocranium und Splanchnocranium außerordentlich zugunsten des letzteren verschoben hat, sondern daß ebenso die statischen Bedingungen des Kauapparates zum Hirnschädel verändert sind. Entsprechend der Länge des Gesichts ist der Unterkiefer sehr lang, der Ast aber relativ niedrig. Die Jochbogen sind, trotz der Größe des Kieferschädels gegenüber denen der Pongidae, nicht nur absolut, sondern auch relativ schwächer, und ein Torus supraorbitalis ist nur gering entwickelt, obwohl hier die Richtung der Druckkräfte aus dem Backenzahn-bereich und die Richtung der Stirnpartie der Schädelkalotte noch stärker gegeneinander gewinkelt sind wie bei Gorilla und Pan. Der Unterkiefer weist bei Erwachsenen ein entsprechend der Spezialisierung der Canini und Prämolaren im vorderen Abschnitt sehr kräftiges, nach hinten schlanker werdendes Corpus auf. Der Ast ist eher nach rückwärts gerichtet, der Condylus liegt gegenüber der Kaufläche niedriger wie bei Gorilla und Pongo. Während der Angulus mandibulae flach-rundlich, fliehend ausgebildet ist, findet man, vor allem bei männlichen Tieren, einen sehr großen, vor allem plumpen Kronenfortsatz. Zusammen mit der Ausbildung der Schädelkalotte besteht kein Zweifel, daß bei *Papio sphinx* der Temporalis groß und annähernd horizontal einstrahlend am Proc. coronoideus ansetzt und daher die Condylen vor allem nach hinten zieht, während umgekehrt, nach Lage und Gestaltung des Angulus mandibulae und des Jochbogens, die Masseter-Pterygoideusschlinge eine beträchtliche Vorschubkomponente aufweist.

In transversal-vertikaler Richtung ist trotz der Größe des Unterkiefers die mediale Begrenzung der Gelenkpfanne niedrig und dementsprechend die Gelenkfläche des Condylus flach konvex. Die Pars glenoida ist bei erwachsenen Individuen in sagittaler Richtung in eine sattelförmige Fossa glenoidalis und eine zungenförmige Facies präglenoidalis unterteilt, die vor allem bei männlichen Tieren gegenüber der Kauflächenebene oral-dorsal zurückweicht, also nicht im Sinne einer oral-ventral geneigten, schiefen Ebene (*Eminentia articularis*) ausgebildet ist. Der tympanale Gehörgang hat bei männlichen Tieren keinen Anteil an der Begrenzung der Fossa glenoidalis

nach hinten aus denselben Gründen wie sie bei *Pongo* beschrieben wurden (s. auch unten).

Das Fehlen einer Eminentia articularis und einer deutlichen medialen Begrenzung, die Gestaltung des Unterkieferastes und seines Gelenkkopfes zeigen mit aller Deutlichkeit, wie sich, unter

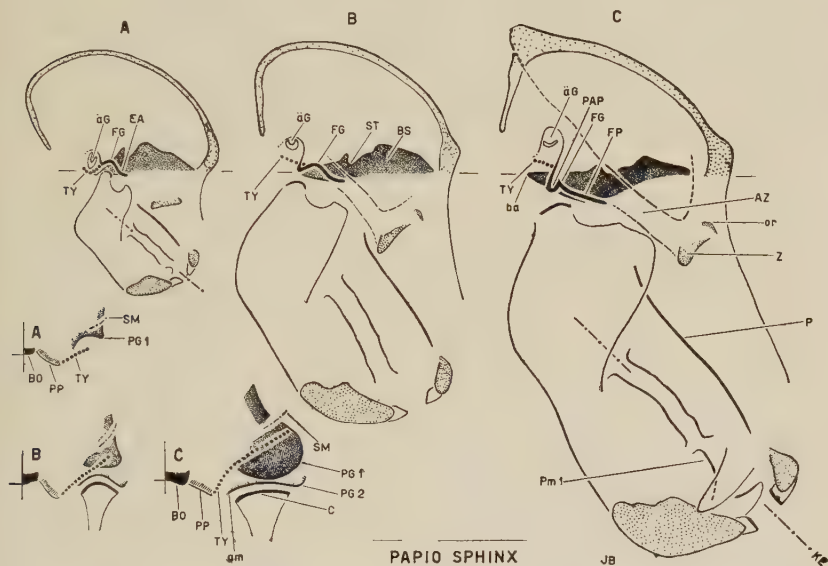


Abb. 9. Sagittal- und Frontalschnitte bei einer ontogenetischen Reihe von *Papio sphinx* (etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe) (Darstellungsmethode siehe Abb. 1).

A: *Papio sph.*, inf. II
 B: *Papio sph.*, weibl., adult
 C: *Papio sph.*, männl., adult

Erläuterung der Zeichen:

- am = mediale Begrenzung der Gelenkpfanne
- ba = Basion
- or = Orbitale
- AZ = Arcus zygomaticus
- BO = Basioccipitale
- BS = Basisphenoid
- C = Gelenkfläche des Condylus
- EA = Eminentia art.
- FG = Fossa glenoid.
- FP = Facies präglenoidalis
- äG = äußere Gehöröffnung
- KE = Kauflächenenebene
- PAP = Proc. art. post.
- PG 1 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoid.
- PG 2 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Facies präglenoidalis
- TY = Pars tympanica — an Sagittalschnitten: medial des Proc. art. post. genommen; an Frontalschnitten: die Serie der am weitesten ventral ragenden Punkte des Gehörganges von innen nach außen
- Z = vordere Jochbogenwurzel

Beibehaltung des generellen Kiefergelenktypus der catarrhinen Primaten, durch die veränderten mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates, Gelenkkopf und Gelenkpfanne angepaßt haben.

Nach Ausbildung der Jochbogen, des Torus supraorbitalis, der Gelenkflächen von Gelenkkopf und -pfanne, muß man annehmen, daß bei *Papio sphinx* ähnliche Druckkräfte im Backenzahnbereich wie bei Gorilla und Pongo nicht auftreten. Hier ist eine weitgehende funktionelle Dominanz des Vordergebisses aufgetreten, die sich auch im Bereich des Kiefergelenks äußert und die funktionell bedingt, trotz der systematischen Kluft, gewisse Übereinstimmungen mit *Daubentonia* erkennen läßt (s. unten).

Die ontogenetische Reihe bei Mandrill zeigt aber, daß diese Spezialisierung relativ spät hervortritt, und zwar vor allem bei männlichen Tieren. Eine solche ontogenetische Entwicklung wird aber nur verständlich, wenn man sie im Zusammenhang mit den Veränderungen der mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates sieht, denn z. Z. des Milchgebisses unterscheidet sich *Papio sphinx* in den konstruktiven Verhältnissen des Kauapparates und des Kiefergelenks nicht von den übrigen niederen catarrhinen Primaten.

Infolge der ausgeprägten Richtungsdivergenz von Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge und der Länge der Facies präglenoidalis ist auch beim erwachsenen männlichen Mandrill mit erheblichen propalinalen Verschiebungen der Condylen zu rechnen.¹

Die Bedeutung des Neurocranium für die Gestaltung der Regio temporo-mandibularis zeigt sich in transversal-vertikaler Richtung, wo, infolge der Trichterform der Basis (Hirnform! s. Hofer, 1955), in Höhe der Linie Auriculare—Auriculare ein sehr schräg lateral-dorsal orientierter Gehörgang angetroffen wird, der gegenüber der horizontal gestellten Pars glenoidea eine eher noch stärkere Richtungsdivergenz wie bei Pongo zeigt (vgl. Frontalschnitte der Abb. 3

¹ Auf Grund der vergleichend-anatomischen Untersuchungen der knöchernen Bestandteile des Schädels und der Bezahnung ist bei Mandrill damit zu rechnen, daß die Zerkleinerung der Nahrung, ganz im Gegensatz zu *Nasalis*, mehr im Sinne eines Zerquetschens erfolgt, indem bei zunehmendem Kieferschluß die Condylen gemeinsam nach hinten gezogen werden, das heißt, daß die wesentlich komplizierteren transversalen Exkursionen der Mandibula gegenüber propalinalen (verbunden mit Öffnung und Schließung) zurückgetreten sind. Mit allem Vorbehalt ist daran zu denken, daß durch die extreme Verlängerung des Unterkiefers bei männlichen Tieren die transversalen, mahlen- den Kaubewegungen aus mechanisch-statischen Gründen, wenn nicht vermöglicht, so doch stark eingeschränkt werden.

und 9). Aus diesem Grunde bildet hier der tympanale Gehörgang keine hintere Begrenzung der Gelenkpfanne. Der Condylus reitet, unter Zwischenlagerung eines Discus articularis, in Ruhestellung auf einem Sattel, der vorne in die Facies präglenoidalis, hinten in den Proc. postglenoidalis übergeht.

Bei den Colobinae ist eine seichte „Gelenkgrube“, ähnlich der der Hylobatidae, auch im Erwachsenenalter vorhanden, vor allem weil der Gehörgang in transversal-vertikaler Richtung weit weniger lateral-dorsal zurückweicht, entsprechend der nur gering ausgebildeten Trichterform der Basis (s. Abb. 8).

Zu dem starken Abfall des tympanalen Gehörgangs von medial-ventral nach lateral-dorsal bei Macacen und Mandrill trägt aber auch der Umstand bei, daß bei diesen Gattungen die Paukenhöhle stark pneumatisiert ist und die ventrale Wand der Pars petrosa erheblich nach unten vorspringt (Bulla ossea). Die Blähung ist individuell sehr variabel, doch durchschnittlich bei Colobus und Nasalis weniger stark. Dementsprechend findet man bei den Colobinae auch relativ häufiger eine deutlich gegenüber der Pars petrosa abgesetzte Pars tympanica. Die Colobinae sind gegenüber den übrigen Gattungen der niederen Catarrhinae auch durch eine geringere Länge des knöchernen Gehörgangs ausgezeichnet (s. Tab. 13). Diese Reduktion des Tympanicum zeigt sich außerdem in vielen Fällen durch eine Spaltbildung im lateralen Abschnitt des Tympanicum, die sich aber in Lage und Form grundsätzlich vom Foramen Luschkae des recenten Menschen unterscheidet.

Tabelle 13. Die Länge des äußeren, knöchernen, tympanalen Gehörgangs in Prozent der halben Schädelbasisbreite (ba-au)

	Alter	Mittelwerte
Homo recens	adult	25
Gorilla	adult	48
Pan	adult	42
Pongo	adult	42
Hylobates.....	adult	40
Symphalangus	adult	37
Nasalis	adult	28
Papio sphinx	adult	48
Macaca	adult	43

Hier ist auch noch zu erwähnen, daß die Winklung zwischen der längsten Achse der Pars petrosa und dem Gehörgang (Facies basilaris) bei den niederen Ostaffen auch im Erwachsenenalter weniger scharf ist wie bei Pongiden und Hylobatiden, vor allem weil hier der Gehörgang nach rückwärts-außen verläuft. Infolge der starken Blähung der Bulla ossea und der relativ sehr kleinen äußeren Gehöröffnung ist bei den Cercopithecinae die Verjüngung des Gehörgangs nach außen besonders auffallend. Er ist hier auch häufiger weich-rundlich, während bei *Colobus* und *Nasalis* die konturierten Formen vorherrschen.

Die Flächendimensionen der Gelenkpfanne der niederen Ostaffen unterscheiden sich, wenn man sie relativ zum Gehirn- und Gesichtsschädel betrachtet, grundsätzlich nur quantitativ von denen der Hominoidea (s. Fig. 5 und 6). Auch hier entwickelt sich erst mit dem Auftreten der Bezahnung im oralen Abschnitt der seichten Fossa glenoidalis eine Facies präglenoidalis, die mit steigendem Alter immer mehr Raum der ganzen Gelenkpfanne einnimmt und damit zu einer Verkürzung der Fossa glenoidalis führt (s. Abb. 8 und 9). Hinsichtlich der Breite der Gelenkpfanne gegenüber der Hirnschädelbreite, sind für alle catarrhinen Primaten dieselben ontogenetischen Entwicklungstendenzen gültig. Die enge Übereinstimmung mit der Jochbogenbreite, und zwar sowohl in ontogenetischer wie in phylogenetischer Hinsicht, erklärt und beweist den Einfluß des Kauapparates.

Tabelle 14. Die nach oben gerichtete, mit der Facies präglenoidalis artikulierende Gelenkfläche des Condylus in Prozent der Gelenkfläche an der Basis.

	Alter	Mittelwerte
<i>Nasalis</i>	adult	34
<i>Papio sphinx</i>	adult	28
<i>Macaca mulatta</i>	adult	27
<i>Macaca philippin.</i>	adult	24

Vergleicht man die Fläche der nach oben gerichteten Gelenkfacette des Condylus, die sich auf der Facies präglenoidalis bei allen Exkursionen des Unterkiefers bewegt, mit der Gelenkfläche an der Basis (s. Tab. 14), so wird deutlich, daß auch bei den Cercopithecidae die Bewegungsfreiheit der Condylen in oral-aboraler Richtung sehr groß ist. Der wesentliche funktionelle Unterschied bei *Papio sphinx*, z. B. gegenüber den Pongidae, ist nicht in der Exkursionsmöglichkeit der Condylen an sich (mit reinen Scharnierbewegungen ist auch hier sicher nicht zu rechnen), sondern in dem Fehlen einer, im Sinne einer schiefen Ebene, ventral-oral gerichteten Eminencia articularis zu suchen. Die engen Beziehungen der hier ventral

konkaven Kauflächenkurve und der Stellung der Facies präglenoidalis (s. Abb. 9) und eine gewisse funktionell bedingte Konvergenz zu *Daubentonia* ist deutlich (s. dort).

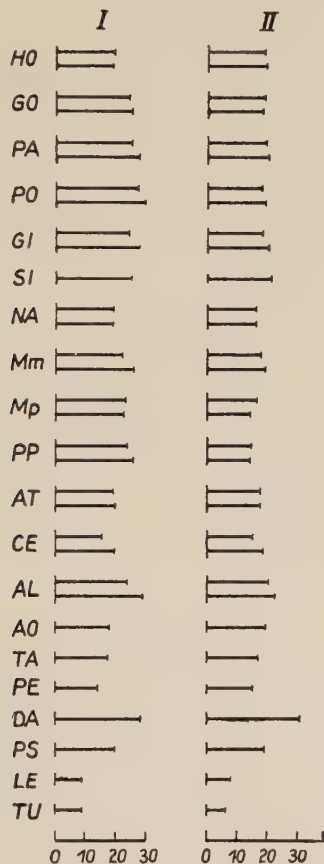


Fig. 5. Die Länge des Kiefergelenkes bei erwachsenen Primaten nach Geschlechtern unterschieden.

I. Die Länge der Gelenkpfanne in Prozent der Basion-Nasion-Länge

II. Die Länge der Gelenkpfanne in Prozent der funktionellen Länge des Unterkiefers

Erläuterung der Zeichen:

HO = Homo rec.	AT = Ateles
GO = Gorilla	CE = Cebus
PA = Pan	AL = Alouatta
PO = Pongo	AO = Aotes
GI = Hylobates	TA = Tarsius
SI = Symphalangus	PE = Perodictius
NA = Nasalis	DA = Daubentonia
Mm = Macaca mulatta	PS = Propithecus
Mp = Macaca philippinensis	LE = Lemur
PP = Papio sphinx	TU = Tupaia

(Von den jeweils ausgezogenen Doppellinien stellt die obere das Mittel der weiblichen, die untere das Mittel der männlichen Tiere dar)

Die bei *Nasalis* sehr breite, aber relativ geringe Länge der Gelenkfläche an der Basis zeigt (s. Fig. 5), daß für transversale Exkursionen des Unterkiefers eine mittlere Länge der *Facies präglenoidalis* als Bewegungsbahn für die sich alternierend in sagittaler Richtung verschiebenden Condylen genügt. Wie früher erwähnt wurde, ist für die Länge der Gelenkpfanne in erster Linie die Funktion maßgebend, die aber neben dem Erfassen und Verarbeiten der Nahrung auch von den Bewegungen der Condylen bei der Lautgebung und beim weiten Aufreißen des *Maules* als Drohgebärde beeinflußt wird. Diese Tatsache hat man vor allem bei Gibbon mit seiner gegenüber der Breite sehr langen *Facies präglenoidalis* zu beachten.

Über die Gelenklage wird am Schluß der Arbeit zusammengefaßt berichtet. Hier sei nur erwähnt, daß das Gelenk im Erwachsenenalter, auch bei Beachtung der ausgeprägten Variabilität, in sagittaler Richtung bei diesen Gattungen mehr dem Basion genähert liegt wie bei den übrigen Catarrhinen. Es handelt sich hierbei um eine ontogenetische Spezialisierung, da sich in kindlichen Stadien ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den übrigen finden, d. h. enge Beziehungen der *Fossa glenoidalis* zur *Sella turcica* bestehen.

IV. Die Westaffen

War der wesentliche Unterschied in der Ausbildung der *Regio temporo-mandibularis*, zwischen dem Menschen und den übrigen catarrhinen Primaten, vor allem in der unterschiedlichen Haltung und Stellung der *Pars tympanica* und *Pars glenoidea* in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung zu suchen, so sind die Westaffen gegenüber den Ostaffen vor allem durch die Kürze des äußeren knöchernen Gehörganges gekennzeichnet. Grundsätzlich fehlt aber auch hier ein von *Tympanicum* gebildeter Gehörgang nicht, aber er reicht im äußersten Falle bis zum *Proc. postglenoidalis*. Damit ist es aber gegeben, daß auch unter den platyrrhinen Primaten bisweilen ein kurzer tubulusähnlicher, in seiner Lichtung sehr weiter, knöcherner Gehörgang medial, des meist sehr hohen und steilen *Proc. art. post.*, an der hinteren Begrenzung der *Fossa glenoidalis* teilnimmt.

In der Ausbildung der eigentlichen *Pars glenoidea* (*Squamosum*) besteht kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber den Catarrhinae. Auch hier ist die Gelenkpfanne bei Erwachsenen in eine quergestellte, rinnen- bis sattelförmige *Fossa glenoidalis* und eine meist lange, im

Umriß zungenförmige Facies präglenoidalis unterteilt (s. Facies basilaris bei *Alouatta* in Abb. 10), die den walzenähnlichen Condylen in sagittaler Richtung sehr freie und ausgedehnte Bewegungsmöglichkeiten bietet. Es ist dies der generelle Typus des Kiefergelenks aller Simiae, der entsprechend Bezahnung und Kaumuskulatur in morphologischen Einzelheiten, individuell und gattungsmäßig, rein quantitativ variiert.

Obwohl für diese Untersuchungen keine frühontogenetischen Stadien der platyrrhinen Primaten zur Verfügung standen (s. Tab. 1), läßt sich bei einem Vergleich der jugendlichen und erwachsenen Individuen der Gattungen *Ateles*, *Cebus* und *Alouatta* aus der Entwicklungsrichtung mit großer Sicherheit schließen, daß die *Articulatio temporo-mandibularis* um die Geburt grundsätzlich der der catarrhinen Primaten entspricht und daß Form, Lage und Stellung der beteiligten Elemente bei allen Simiae in frühontogenetischen Stadien weitgehend einheitlich sind. Die Einheitlichkeit der ontogenetischen Anlagen, die Dominanz des Hirnschädels (Schultz, 1921, 1926) und die relative Funktionslosigkeit des Kauapparates sind dafür maßgebend.

Wie bei den catarrhinen, findet man auch bei den platyrrhinen Primaten bei Vollendung des Milchgebisses schon Differenzen in der Schädelgestaltung. Stellt man die Gattungen *Alouatta*, *Cebus* und *Ateles* einander gegenüber, so heben sich die schon wesentlich kräftigeren Jochbogen, die größere Bezahnung und ein überhaupt größerer Gesichtsschädel bei *Alouatta* von den beiden anderen Gattungen ab. Nach Angaben von Starck (1933) ist jetzt beim Brüllaffen der Temporalis noch relativ klein und ziemlich steil einstrahlend. Entsprechend dem gegenüber dem Unterkieferkörper aufgerichteten Ast ist der Gelenkkopf zur Kaufläche überhöht, und seine Gelenkfläche blickt nach oben bis vorne-oben (s. Sagittalschnitt der Abb. 10). Dementsprechend zeigt die Gelenkpfanne schon eine deutlich oral-ventral ansteigende *Eminentia articularis*, die aber jetzt in oral-aboraler Richtung noch relativ kurz ist. *Ateles* und *Cebus* zeigen ganz übereinstimmende morphologische Merkmale, nur sind bei ihnen die *Eminentia articularis*, die mediale Begrenzung und der *Proc. postglenoidalis* in ihrer Höhe quantitativ vermindert (s. Tab. 15). Gleichzeitig liegt schon jetzt das Kiefergelenk gegenüber der Kaufläche bei *Cebus* und *Ateles* weniger überhöht wie bei *Alouatta* (s. Tab. 23).

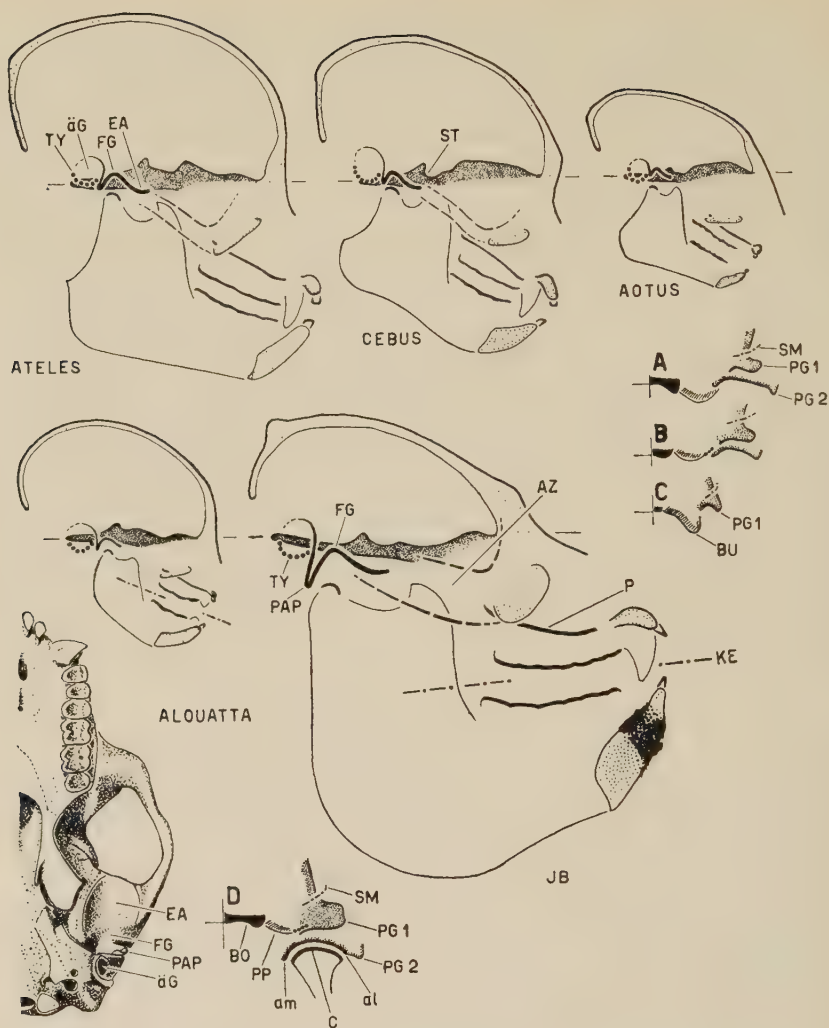


Abb. 10. Sagittal- und Frontalschnitte bei Platyrrhinae sowie Ansicht der Gelenkgegend bei einem männlichen, erwachsenen Alouatta (etwa $\frac{1}{2}$ nat. Größe) (Darstellungsmethode siehe Abb. 1).

Sagittalschnitte: Ateles, männl., adult
 Cebus, männl., adult
 Aotes, adult
 Alouatta, inf. II
 Alouatta, männl., adult

Frontalschnitte: A: Ateles, männl., adult
 B: Cebus, männl., adult
 C: Aotes, adult
 D: Aloutta, männl., adult

Tabelle 15. Die vertikalen Dimensionen der Articulatio temporo-mandibularis bei den Platyrrhinae (Eminentia articularis; mediale Begrenzung; Processus articularis posterior; Gehörgangsvorderwand) in Prozent der ba-n-Länge.

(Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Fossa glenoidalis projizierte Kauflächenenebene)

Gattungen	Altersstadien	Anzahl	Höhe d. Eminentia articularis	Höhe d. medialen Begrenzung	Höhe d. Proc. art. post.	Höhe d. Gehörgangsvorderwand (Tymp.)
Ateles	inf. II	1	1,0	4,9	3,0	19,5
	adult	6	4,0	6,5	10,0	8,7
	♀	3	2,0	5,0	9,5	7,6
	♂	3	6,0	8,0	10,4	9,8
Cebus	inf. II	1	1,2	7,0	7,4	17,5
	adult	6	2,3	5,7	9,0	11,7
	♀	3	1,0	5,7	9,8	12,3
	♂	3	3,0	5,7	8,2	11,1
Alouatta	inf. II	3	3,8	7,4	10,2	12,9
	juv.	1	5,9	8,1	11,7	7,0
	adult	8	9,0	8,0	12,0	2,0
	♀	4	7,3	7,3	12,5	4,0
	♂	4	10,5	8,6	11,5	0,0
Aotes	adult	3	2,5	5,5	7,4	—

Zu Abb. 10 (Seite 112)

Erläuterung der Zeichen:

al lateraler Rand der Gelenkpfanne

am = mediale Begrenzung der Gelenkpfanne (Pars entoglenoidea)

BO = Basicoccipitale

BU = Bulla ossea

EA = Eminentia art.

FG = Fossa glenoid.

äG = äußere Gehöröffnung

PAP = Proc. art. post.

PG 1 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Fossa glenoidalis

PG 2 = Pars glenoidea — geschnitten in Höhe der Eminentia art.

PP = Pars petrosa

SM = Superficies meatus

ST = Sella turcica

TY = Tympanicum im Bereich der äußeren Gehöröffnung

Bei erwachsenen Westaffen sind die Gattungsunterschiede in der relativen Gehirn- und Gesichtsgröße zum mindesten ebenso ausgeprägt wie bei den Ostaffen. Extreme Antipoden stellen *Alouatta* bzw. *Saimiri* dar (Schultz, 1921, 1926, 1941 b). Aber nicht allein das Größenverhältnis, sondern auch die mechanisch-statischen Unterschiede des Kauapparates sind hier für die Ausbildung des Schädels bedeutsam. In der Höhe des Unterkieferastes in Prozent der Alveolarbogenlänge findet man auch unter den Westaffen sehr deutliche Gattungsunterschiede, die vor allem mit einer Umgestaltung des Gesichtsschädels einhergehen (vgl. *Alouatta* und *Oedipomidas* in Tab. 16).

Tabelle 16. Die Höhe des Unterkieferastes in Prozent der Alveolarbogenlänge, bei erwachsenen Westaffen (Mittelwerte)

<i>Ateles</i>	113	<i>Alouatta</i>	136
<i>Cebus</i>	103	<i>Aotes</i>	100
<i>Saimiri</i>	86	<i>Oedipomidas</i> ...	71

Untersucht man innerhalb der *Platyrrhinae* die Ausgestaltung des Gebisses und der Kaumuskulatur (s. Starck, 1933), so wird deutlich, daß bei allen den Gattungen der *Ramus ascendens mandibulae* relativ hoch und dementsprechend das Kiefergelenk gegenüber der Kaufläche überhöht gelagert ist, bei denen die Backenzahnreihe flächenhaft, die Kaumuskulatur (vor allem die *Masseter-Pterygoideusschlinge*) stärker differenziert ist. Wie bei den *catarrhinen* besteht auch bei den *platyrrhinen* Primaten eine enge Beziehung zwischen der Ausbildung des Unterkieferastes (bzw. zwischen der Höhenlage der Gelenkpfanne über der Kaufläche) und der Entwicklung der *Eminentia articularis*, die dementsprechend bei *Alouatta* ganz ausgeprägt gegenüber dem ti. d. *Fossa glenoidalis* oral-ventral hervortritt, umgekehrt aber bei *Oedipomidas* und *Saimiri* relativ flach bleibt.

Es erscheint mir bei Beachtung des konstruktiven Baues des Gesichtsschädels, des Kiefergelenks und der Bezahnung nicht zweifelhaft, daß vor allem bei *Alouatta*, aber auch bei *Ateles* und *Cebus*, starke Druckkräfte im Backenzahnbereich bei der Nahrungsverarbeitung auftreten, die unmittelbar mit der Entwicklung der Bezahnung und der Kaumuskulatur, vor allem bei *Alouatta* zu einer zunehmenden Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BS¹ führt.

¹ Der Gaumen verhält sich konservativer.

Die Backenzahnreihe wird im Verlauf der Ontogenie wesentlich stärker nach ventral verlagert wie das Prosthion. Vergleicht man hierzu die Haltung der medialen Schädelbasis im Verlauf der Ontogenie und bei den einzelnen Gattungen (s. Abb. 10), so ist die zunehmende ontogenetische Streckung bei *Alouatta* deutlich, die vor allem bei männlichen Tieren wesentlich extremer wie z. B. bei *Ateles* und *Cebus* ist. Die ausgeprägte autogenetische Streckung der Basis und eine ventrale Verlagerung der Backenzahnreihe sind ursächlich für die vor allem bei männlichen Tieren deutliche Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BO verantwortlich zu machen. Vor allem der Geschlechtsunterschied in der Haltung zwischen BO und BS und der Stellung der Zahnbogen bei erwachsenen Tieren deutet darauf hin, daß die Schädelbasis auch von den statischen Verhältnissen des Kauapparates modifiziert werden kann. Die kaufunktionell wichtige Überhöhung des Kiefergelenks gegenüber der Kaufläche wird, infolge einer vertikalen Lage Konstanz der Fossa glenoidalis gegenüber der Sella tureica, in erster Linie durch eine entsprechende Einstellung der Zahnbogen, also durch eine Modifizierung des Gesichtsschädels erreicht.

Es wurde früher gezeigt, daß man bei den Primaten grundsätzlich ein gegenüber der Kaufläche überhöhtes Gelenk findet (s. Tab. 23) wenn transversale, d. h. mahlende Kaubewegungen stattfinden. Die Bedeutung der Backenzahnreihe für die Nahrungsverarbeitung bei *Alouatta* wird durch die Abkauungserscheinungen bei älteren Tieren ersichtlich und damit in Übereinstimmung ist die Gestaltung des Kiefergelenks: Die Eminentia articularis ist gegenüber dem ti, d. Fossa glenoidalis hoch (s. Tab. 15). Sie stellt bei Erwachsenen eine gegenüber der Fossa glenoidalis stark ventral-oral geneigte Bewegungsbahn für die Condylen dar, deren Gelenkfläche praktisch in ihrer Gesamtheit nach oral-ventral blickt. Auch die mediale Begrenzung, die, wie im Vergangenen wiederholt betont wurde, immer dann hoch ausgebildet ist, wenn transversale Exkursionen der Mandibula stattfinden, ist bei *Alouatta* größer wie bei irgendeinem der übrigen Platyrrhinen (s. Tab. 15).

Die Tatsache, daß einerseits, trotz der relativ kleinen Schädelkalotte, eine ausgeprägte Sagittalcrista nicht gefunden wird, andererseits aber die Jochbogen und Proc. pterygoidei sehr kräftig sind, deutet darauf hin, daß bei *Alouatta* die Masseter-Pterygoideuschlinge funktionell außerordentlich bedeutsam ist. Die extrem spezialisierte Form des Ramus ascendens mandibulae allein auf die

Vergrößerung des Basihyale (Hershkowitz, 1949) zurückführen zu wollen, erscheint nicht gerechtfertigt. Die Umwandlung des Unterkieferastes im Verlauf der Ontogenie in engem Zusammenhang mit der Differenzierung der Kaumuskulatur (Leche, 1912, Starck, 1933) und die Einstellung der Zahnbogen in Übereinstimmung mit der Gestaltung des Kiefergelenks, deuten eindringlich darauf hin, daß hier auch die mechanisch-statischen Kräfte des Kauapparates zu beachten sind.

Bei den vorwiegenden Frucht- und Blattfressern der platyrrhinen Primaten (*Alouatta*, *Cebus*, *Ateles*) ist in guter Übereinstimmung mit dem Verhalten der Bezahnung, der Kaumuskulatur (Starck, 1933) und der *Articulatio temporo-mandibularis*, an differenzierten Bewegungsmöglichkeiten der Condylen auf der flächenhaften *Eminentia articularis* nicht zu zweifeln. Bei einem Vergleich der Tab. 15 bis 18 erkennt man, daß von Gattung zu Gattung Unterschiede in der Prägung der einzelnen Merkmale bestehen, die sich weitgehend auf quantitativ veränderte Verhältnisse des Kauapparates zurückführen lassen.

Daß aber bei der Ausbildung der Gelenkfläche nicht nur die Bewegungen des Unterkiefers im Sinne der Nahrungsverarbeitung von Bedeutung sind, zeigt z. B. die stark vergrößerte Länge der *Facies präglenoidalis* bei *Alouatta* (s. Tab. 17 und 18). Die ähnlichen Verhältnisse wie bei Gibbon lassen annehmen, daß bei beiden Gattungen das weite Öffnen des Maules beim Lärmen mit einer sehr ausgeprägten Verschiebewegung der Condylen in sagittaler Richtung auf der *Facies präglenoidalis* einhergeht (Drehgleiten).

Tabelle 17. Die Länge der Gelenkfläche an der Basis in Prozent der Breite (Längen/Breitenindex der Gelenkpfanne), bei erwachsenen Westaffen (Mittelwerte).

<i>Ateles</i>	104
<i>Cebus</i>	99
<i>Alouatta</i>	120
<i>Aotes</i>	109

Tabelle 18. Die Länge der *Facies präglenoidalis* in Prozent der ganzen Gelenklänge, bei erwachsenen Westaffen (Mittelwerte).

<i>Ateles</i>	74
<i>Cebus</i>	68
<i>Alouatta</i>	73
<i>Aotes</i>	70

Starck (1933) hat ausgeführt, daß *Saimiri*, *Aotes*, *Callithrix* und *Oedipomidas* vorwiegend eine insectivore Ernährungsweise innehalten, was sich gleicherweise in der Bezaahnung und Kaumuskulatur zeige. Im Bau des Kiefergelenks weichen aber alle diese Gattungen im Grundsätzlichen nicht vom bisher beschriebenen Typus ab. Entsprechend der relativ geringeren Höhe des Ramus ascendens mandibulae ist auch die Höhe der Eminentia articularis vermindert. Sie ist aber bei allen deutlich und auch bei den *Callithricidae* als sagittal flach konvexe Bewegungsbahn für die Condylen ausgebildet, an die sich hinten eine kurze, seichte Fossa glenoidalis anschließt, die wiederum aboral von einem isoliert stehenden Proc. art. post. begrenzt wird, während ein kurzer äußerer knöcherner Gehörgang, wie er hin und wieder bei *Alouatta* gefunden wird, gänzlich fehlt.

Charakteristisch für diese Gattungen ist der relativ einfache Bau der Kaumuskulatur, bei einem entgegengesetzt schrägen Verlauf von Temporalis und Masseter (Starck, 1933). Zusammen mit der Ausbildung der Gelenkpfanne ergibt sich daraus, daß auch hier mit reinen Scharnierbewegungen nicht zu rechnen ist.

Neben einer Streckung zwischen BO und BS, findet man hier immer einen deklinierten Zahnbogen gegenüber dem BS. Eine ähnliche Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber der Kaufläche wie bei *Alouatta* wird nie gefunden (s. *Aotes*, Abb. 10).

Bei diesen kleinen Tieren ist die Größe der Bulla ossea bemerkenswert (relative Größenkonstanz in Ontogenie und Phylogenie). Vergleicht man aber z. B. *Saimiri* und *Aotes*, so sieht man, daß hier nicht nur individuelle, sondern auch gattungsmäßige Unterschiede in der Pneumatisation der Pauken- und ihrer Nebenhöhlen zu beachten sind. Noch beachtlicher werden diese Divergenzen bei Einschluß der größeren Gattungen *Ateles*, *Cebus* und *Alouatta* und man erkennt, daß eine systematische Trennung zwischen Platyrrhinen und Catarrhinen nach der Blähung der Bulla ossea zweifelhaft erscheint. Auf die Bedeutung der Größe der Paukenblase für die transversale Lage der Gelenkpfanne ist später zurückzukommen.

Die *Callithricidae* stellen, sowohl in der Gestaltung der Pars petrosa und Pars tympanica, wie im Verhalten der Articulatio temporo-mandibularis morphologisch ein Stadium dar, das zu den Halbaffen überleitet. Die Tatsache, daß man nach der Ausbildung der Kaumuskulatur und der Bezaahnung sicher innerhalb der Subordo der Simiae mit gattungsmäßig verschiedenen Ernährungstypen im Sinne der Kaufunktion (Bevorzugung gewisser Exkursionen der Mandibula, z. B. bei *Nasalis* und *Papio sphinx*) zu rechnen hat,

daß aber der grundsätzliche Bau der Articulatio temporo-mandibularis mit den genannten Merkmalen, generell einheitlich bleibt, deutet jetzt schon darauf hin, daß dieser Kiefergelenktypus, den die Affen erworben haben, eine funktionelle Elevation darstellt, die eine ideale Anpassung im Sinne der Vielseitigkeit bedeutet.

V. Die Halbaffen

Um eine Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung des Kiefergelenkes der Primaten zu gewinnen, werden die Prosimiae in der Reihenfolge Tupaiiformes, Lemuriformes, Lorisiformes, Tarsiiformes beschrieben.

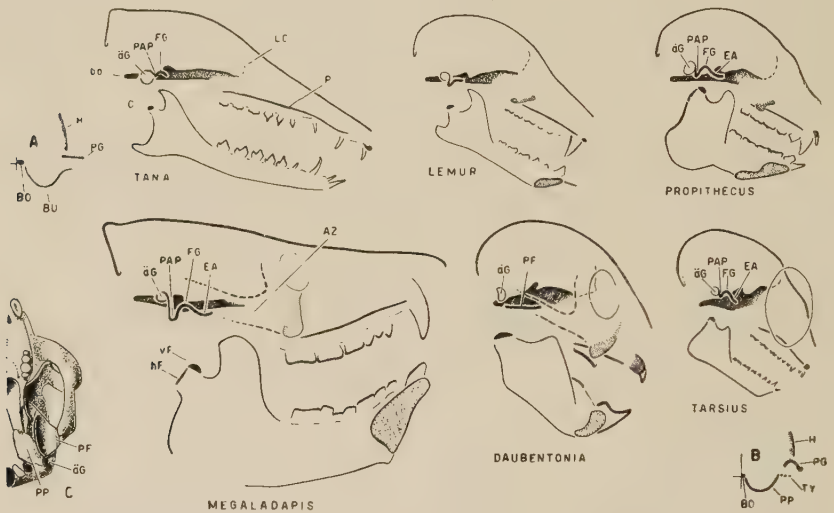


Abb. 11. Sagittal- und Frontalschnitte bei Prosimiae sowie eine Basisansicht von Daubentonia (Darstellungsmethode siehe Abb. 1)

Sagittalschnitte: Tana, adult (etwa $\frac{2}{3}$ nat. Größe)

Lemur, adult (etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe)

Propithecus, adult (etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe)

Megaladapis, adult (etwa $\frac{1}{4}$ nat. Größe)

Daubentonia, adult (etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe)

Tarsius, adult (etwa $\frac{2}{3}$ nat. Größe)

Frontalschnitte: A: Tana, adult (etwa $\frac{2}{3}$ nat. Größe)

B: Tarsius, adult (etwa $\frac{2}{3}$ nat. Größe)

Basisansicht: C: Daubentonia, adult (etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe)

Erläuterung der Zeichen:

ba = Basion

AZ = Arcus zygomaticus

BO = Basioccipitale

BU = Bulla ossea

C = Gelenkfläche des
Condylus

EA = Eminentia art.

hF = hintere Gelenkfacette

vF = vordere Gelenkfacette

FG = Fossa glenoid.

äG = äußere Gehöröffnung

LC = Lamina cribrosa

P = pharyngeale Fläche

des Gaumens

PAP = Proc. art. post.

PF = Gelenkpfanne

PG = Pars glenoidica

PP = Pars petrosa

TY = Pars tympanica — die
Serie der am weitesten
ventral ragenden Punkte
des Gehörganges von
innen nach außen

Bei den **Tupaiformes** bestehen immer noch Zweifel über die Zugehörigkeit zur Ordnung der Primates (s. Gregory, 1951). Dies kommt auch im Bereich des Kiefergelenkes zum Ausdruck, denn es läßt einerseits in seiner Form und Konstruktionsmerkmalen Übereinstimmungen mit primitiven Insectivoren erkennen, hat aber andererseits auch enge Beziehungen zur Gelenkformation der Halbaffen.

Die auf der Wurzel des Jochbogens gelegene Gelenkpfanne stellt eine transversal gelagerte, im Umriß querovale Rinne dar, die in sagittaler Richtung flach konkav, in transversaler völlig plan ist (s. Abb. 11). Während die Breite der Gelenkfläche uncharakteristisch ist, unterscheidet sich ihre Länge sehr deutlich von allen Simiae. Sie ist auffallend kurz (s. Fig. 5). Nach unserer Begriffsbestimmung findet man bei *Tupaia* und *Tana* wohl eine Fossa glenoidalis, aber keine Facies präglenoidalis, und damit fehlt den Tupaiidae eine eigentliche Bewegungsbahn für die Condylen in oral-aboraler Richtung.

Der Gelenkkopf ist rollenförmig, im Umriß breit aber sehr kurz und entsprechend der Fossa glenoidalis senkrecht zur Schädellängsachse gestellt. Die in sagittaler Richtung stark konvex gewölbte Gelenkfläche blickt insgesamt nach rückwärts-oben (s. Abb. 11). Sie läßt jede Andeutung einer Flächendifferenzierung vermissen. Von hinten gesehen, ist die Gelenkfläche der Walze völlig plan, entsprechend der Gelenkpfanne, der jegliche mediale bzw. laterale Begrenzung fehlt.

Der Unterkiefer ist durch einen langen Ramus horizontalis mit spitzen Zähnen bzw. Höckern, sowie einen relativ niedrigen Unterkieferast gekennzeichnet. Der Ramus ascendens mandibulae zeigt einen sehr langen, aber schlanken Kronenfortsatz und einen nach hinten gerichteten, spitzen Processus angularis mandibulae. Der Gelenkkopf und damit das Kiefergelenk liegen nur wenig über der Zahnreihe erhöht (s. Tab. 23).

Tupaia und *Tana* sind Beispiele für ein sehr einfach gebautes Kiefergelenk, das, in Übereinstimmung mit der Bezahnung, vor allem für scharnierähnliche Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Mandibula geeignet ist. Gegenüber einem hochspezialisierten, ginglymischen Kiefergelenk, wie es z. B. *Meles meles* eigen ist (Vau, 1936), fehlt bei den Tupaiidae aber eine ähnlich enge Umfassung der Condylen vorne und hinten. Der Gelenkkopf zeigt eine insgesamt freiere Beweglichkeit (s. Tab. 19). Der Wölbungsradius der Fossa glenoidalis ist in sagittaler Richtung größer wie der der Gelenkkopfwalze (s. Abb. 11).

Tabelle 19. Die Gelenkfläche des Condylus (Länge \times Breite) in Prozent der Fläche der Gelenkpfanne (Länge \times Breite) (Mittelwerte).

(<i>Meles meles</i> nahe 100)	Lemur 43
(<i>Felis pardus</i> 77)	Propithecus 19
Tupaia 54	Daubentonia ... 25
Perodicticus 39	

Unspezialisierter Bau und unspezialisierte Funktion des Kiefergelenks kennzeichnen *Tupaia* und *Tana*. Rein typusmäßig kann die Gestaltung von Gelenkpfanne und Gelenkkopf, wie sie die *Tupaiaidae* bieten, als Ausgangspunkt, als das ursprüngliche Primatenkiefergelenk angesehen werden.

Wenn man nun die verschiedenen Gattungen der Lemuriformes analysiert, so gewinnt man ein grundlegendes Vorstellungsschema, wie sich das Kiefergelenk bei den Primaten im Verlauf der Phylogenie entwickelt hat, und welche gesetzmäßigen Beziehungen zum Kauapparat und zum Schädel bestehen. Unter den recenten Formen zeigen sich Gattungen, die noch eng an die *Tupaiaidae* anschließen, zum anderen solche Familien, die im generellen Bauplan der *Articulatio temporo-mandibularis* nicht grundsätzlich von den *Simiae* zu unterscheiden sind. Es muß aber betont werden, daß hier keine systematisch-phylogenetischen Schlußfolgerungen, vor allem über verwandtschaftliche Verhältnisse, gezogen werden können, weil mit der Ausnahme von *Megaladapis* keine fossilen Formen untersucht wurden. Mit Sicherheit sind Parallelentwicklungen im Bau des Kiefergelenks sowohl innerhalb der *Prosimiae* wie zwischen *Prosimiae* und *Simiae* anzunehmen.

Die recenten **Lemuridae** haben im Bereich der lateralen Schädelbasis manche Übereinstimmung mit *Tupaia* und *Tana*. Wie bei diesen liegt das Tympanicum im Erwachsenenalter als ein schmaler geschlossener Ring innerhalb der *Bulla ossea*. Letztere wird aber bei allen madagassischen Halbaffen von der *Pars petrosa* und nicht von einem selbständigen „*Os bullae*“ (*Entotympanicum*) gebildet (Clark, 1934; van Kampen, 1905; Hill, 1953; Weber, 1928). Entsprechend der in der Regel stark geblähten Paukenblase liegt hier die Gelenkpfanne in unmittelbarer Nachbarschaft der *Pars petrosa*, während die ringförmige *Pars tympanica* keine Beziehungen zum Kiefergelenk hat.

Tabelle 20. Die Länge der Gelenkpfanne in Prozent der Breite (Längen/Breitenindex; Mittelwerte).

<i>Tupaia</i> 60	<i>Daubentonia</i> ... 155
Lemur 60	<i>Perodicticus</i> 77
<i>Hapalemur</i> 75	<i>Megaladapis</i> 69
<i>Propithecus</i> 137	<i>Galago</i> 87
Tarsius 100	

Auch im Umriß der Gelenkpfanne zeigen die Lemuridae noch weitgehende Übereinstimmung mit den Tupaiidae, vor allem weil auch hier die Länge der Gelenkfläche noch gering ist (s. Tab. 20 und Fig. 5). In der feineren Konfiguration lassen aber die Lemuridae bereits die ersten Anzeichen einer Spezialisierung erkennen:

Während bei Lemur die Gelenkpfanne zu einer in sagittaler und transversaler Richtung völlig planen Platte geworden ist, die hinten unmittelbar in den isoliert stehenden Proc. postglenoidalis übergeht¹, ist bei Hapalemur bereits die erste Andeutung einer in sagittaler Richtung flach konvexen Facies präglenoidalis zu sehen, die durch einen sehr seichten Einschnitt vom Proc. postglenoidalis getrennt wird. Es hat sich hier eine abgegrenzte, eigentliche Bewegungsbahn für die Condylen gebildet, die allerdings diesen nur geringe Exkursionen in sagittaler Richtung erlaubt. Lepilemur steht morphologisch zwischen Lemur und Hapalemur.

Betrachtet man in diesem Zusammenhang die Ausbildung des Ramus ascendens mandibulae und des Condylus bei den drei genannten Gattungen, so kann man eine morphologische Reihe aufstellen, die die enge Abhängigkeit der Kiefergelenkgestaltung von der Funktion erneut beweist:

Grundsätzlich zeigen alle drei einen relativ hohen, hakenförmigen Proc. coronoideus, der den Gelenkkopf deutlich überragt. Auch ein Proc. angularis mand. ist bei allen vorhanden, aber in Richtung und Form bei den Gattungen deutlich verschieden. Bei Lemur relativ schlank und nach hinten gerichtet, zeigt er bei Lepilemur bereits flächenhaftere Gestalt und ist auch schon mehr nach hinten — unten orientiert. Hapalemur schließlich läßt einen ventral blickenden Winkelfortsatz erkennen, der in seiner rundlichen Form der Masseter-Pterygoideusschlinge ein wesentlich größeres Ansatzfeld bietet und gleichzeitig nicht unwesentlich die Zugrichtung der genannten Muskeln verändert. In gleicher Reihenfolge findet man, bei gestaltungsmäßig ähnlichem Bau, eine Flächenvergrößerung der Molaren, die auch zunehmend stärkere Abkauungserscheinungen aufweisen. Ebenfalls in dieser Richtung erfolgt die zunehmende Ausbildung einer medial-ventral aufgewölbten Pars entoglenoidea im Bereich der Gelenkpfanne, die sich gegen die Bulla ossea lehnt und mit ihr

¹ Bei Tupaiia und Tana verwächst der Proc. art. post. im Erwachsenenalter mit einem kurzen, unvollständig-tubulusähnlichen, von Entotympanicum gebildeten Gehörgang.

verwächst. Bei *Lemur* praktisch fehlend, ist sie bei *Hapalemur* schon deutlich, wenn auch gegenüber anderen Gattungen der *Lemuriformes* (wie z. B. *Megaladapis* und den *Indriidae*) noch klein.

Der Condylus, bei allen im Umriß queroval, also viel breiter als lang, gleicht bei *Lemur* in Form und Stellung seiner Gelenkfläche noch weitgehend den *Tupaiaidae*. Bei *Hapalemur* ist eine Differenzierung eingetreten: Hier blickt eine größere, vordere Gelenkfacette nach oben gegen die *Facies präglenoidalis*, während eine hintere gegen den *Proc. art. post.* gerichtet ist. Aber auch in transversal-vertikaler Richtung hat sich die Gelenkfläche modifiziert. Die bei *Tupaia*, *Tana* und *Lemur* noch völlig plane Rolle ist bei *Hapalemur* im medialen Abschnitt, entsprechend der *Pars entoglenoidea*, abgebogen.

Alle diese morphologischen Differenzierungen, die sich im Bereich des Kiefergelenkes in enger Übereinstimmung mit solchen des übrigen Kauapparates verbinden, müssen zu dem Schluß führen, daß als Typen gesehen von den *Tupaiaidae* über *Lemur* und *Lepilemur* bis zu *Hapalemur* in zunehmendem Maße eine funktionelle Spezialisierung des Kauapparates eingetreten ist, indem zu den ursprünglichen Öffnungs- und Schließungsbewegungen, wenn auch erst angedeutet, Exkursionen der Mandibula in sagittaler und transversaler Richtung hinzugetreten sind, die vor allem im Dienste der intensiveren Verarbeitung der Nahrung im Backenzahnbereich stehen. Die recenten *Lemuridae* als Gesamtheit betrachtet, unterscheiden sich aber insgesamt in der Morphologie und Funktion des Kiefergelenkes noch wenig von Verhältnissen wie sie die *Tupaiaidae* zeigen.

Demgegenüber stellen die **Indriidae** eine Gruppe dar, die in der generellen Konstruktion der *Articulatio temporo-mandibularis* ganz ähnliche Verhältnisse aufweist wie die *Simiae* (s. Abb. 11). Der Abstand gegenüber den *Tupaiaidae* ist beträchtlich.

Die morphologische Ausbildung der Gelenkpfanne, des Gelenkkopfes und des Unterkieferastes zeigen, daß bei diesen recenten Halbaffen bereits freie, in allen drei Richtungen des Raumes vor sich gehende Exkursionen des Unterkiefers möglich sind. Sie sind als eine Gruppe von Primaten anzusehen, die neben den Affen diese Spezialisierung erreicht haben. Die *Indriidae* zeigen mit aller Deutlichkeit, daß eine morphologische Übereinstimmung nicht unbedingt auf enge systematische Verwandtschaft hindeutet, vor allem nicht, wenn funktionelle Fragen eine Rolle bei der Merkmalsbildung spielen.

Bei *Avahi* und *Propithecus* ist die Gelenkpfanne in eine grubenförmige *Fossa glenoidalis* und eine ventral-oral ansteigende, im Umriß lang-zungenförmige *Eminentia articularis* unterteilt, die nach innen und nach außen durch hohe und kräftige Knochenleisten begrenzt wird. Eine bei diesen Gattungen ausgeprägte Verlängerung der *Facies präglenoidalis* gibt der Gelenkpfanne eine hochovale Umrißform (s. Tab. 20). Nach hinten begrenzt ein steil aufragender, hoher und sehr kräftiger *Proc. articularis posterior* die Gelenkfläche. Alle Begrenzungen der Gelenkpfanne sind, entsprechend ihrer funktionellen Bedeutung (s. unten), hier sehr hoch (s. Tab. 21).

Tabelle 21. Die vertikalen Dimensionen der *Articulatio temporo-mandibularis* bei den Halbaffen (*Eminentia articularis*; mediale Begrenzung; *Processus articularis posterior*) in Prozent der ba-n-Länge.

(Grundebene [pKE] = durch den am weitesten dorsal gelegenen Punkt der *Fossa glenoidalis* projizierte Kaufflächenenebene)

Gattung	Alter	Anzahl	Höhe d. <i>Eminentia articularis</i>	Höhe d. medialen Begrenzung	Höhe d. <i>Proc. art. post.</i>
<i>Tupaia</i>	adult	2	0,0	0,0	3,0
<i>Lemur</i>	adult	4	0,0	0,0	5,7
<i>Megaladapis</i>	adult	1	8,0	8,0	6,1
<i>Propithecus</i>	adult	3	2,3	5,3	14,7
<i>Daubentonia</i>	adult	1	0,0	6,5	0,0
<i>Perodicticus</i>	adult	3	0,0	3,7	8,1
<i>Tarsius</i>	adult	2	5,2	8,0	9,1

Auch der Unterkiefer zeigt die charakteristischen Konstruktionsmerkmale der Affen: Der Unterkieferkörper ist relativ hoch und gegenüber dem der *Tupaiaidae* und *Lemur* relativ kurz. Vor allem ist hier aber der Unterkieferast flächenhaft, hoch und steil aufgerichtet (s. Tab. 22). Das Gelenk liegt gegenüber der Kauffläche überhöht (s. Tab. 23) und eine flächenhafte vordere, im Umriß rundliche Gelenkfläche des *Condylus* blickt nach oben gegen die *Eminentia articularis* (s. Abb. 11). Eine hintere, zungenförmig am *Ramus ascendens mand.* absteigende Gelenkfläche ist scharf gegenüber der vorigen abgewinkelt und nach hinten gegen den steil aufgerichteten *Proc. art. post.* gerichtet. Die Kontur der nach oben orientierten

Gelenkfläche des Condylus ist in transversal-vertikaler Richtung ausgesprochen stark dorsal konvex, entsprechend einer ebensolchen Konkavität der Gelenkpfanne.

Aus der Monographie von Edwards und Grandidier (1875—1897) läßt sich ersehen, daß auch bei *Propithecus* die ontogenetische Entwicklung der *Articulatio temporo-mandibularis* mit einer in frühontogenetischen Stadien seichten *Fossa glenoidalis*, die hinten vom *Proc. postglenoidalis* begrenzt wird, beginnt; daß der Unterkieferast noch jede Spezialisierung vermissen läßt und in Verlängerung des Körpers nach rückwärts gerichtet ist und im Bereich der Gelenkpfanne dementsprechend noch eine *Eminentia articularis* fehlt. Daraus geht hervor, wie auch bei den *Indriidae* die Ausbildung der *Eminentia articularis* unmittelbar mit der Entwicklung des Unterkieferastes und einer Überhöhung des Kiefergelenks gegenüber dem Zahnbogen entsteht und wie auch hier kaufunktionelle Fragen für die Gelenkgestaltung maßgebend sind.

Der Bau der *Articulatio temporo-mandibularis*, wie ihn die große Mehrzahl der Primatengenera im Erwachsenenalter zeigt, läßt sich nur verstehen, wenn man beachtet, daß hier gleichzeitig Öffnungs- und Schließungsbewegungen, propalinal sowie transversale Exkursionen der Mandibula möglich sind, die neben der Nahrungserfassung und -verarbeitung auch für die Lautgebung und bei Drohgebärden in verschiedenem Ausmaß eine Rolle spielen. Eine solche universelle Bewegungsmöglichkeit im Kiefergelenk ist hier aber immer mit ganz bestimmten morphologischen Merkmalen verknüpft, die individuell und gattungsmäßig variieren können, aber generell immer gefunden werden:

1. Ist der Unterkieferast, vor allem der *Angulus mandibulae* flächenhaft.

2. Ist der *Ramus ascendens mandibulae* gegenüber dem Körper steil aufgerichtet und hoch.

3. Ist der Condylus und damit das Kiefergelenk gegenüber den Zahnbogen überhöht gelagert (s. Tab. 23). Der Gelenkkopf blickt in seiner Gesamtheit, oder mit einer flächenhaften vorderen Gelenkfacette, nach oben bis vorn-oben gegen die *Facies präglenoidalis* (s. Abb. 11).

4. Ist die Gelenkpfanne durch die Ausbildung einer *Facies präglenoidalis* relativ lang (s. Fig. 5) und außerdem gegenüber der Kauflächenebene oral-ventral, im Sinne einer schiefen Ebene (*Eminentia articularis*), gerichtet. Auf ihr finden die Condylen ihre eigentliche Bewegungsbahn in oral-aboraler Richtung.

5. Ist die Gelenkpfanne immer durch eine *Pars entoglenoidea* nach innen begrenzt, die mit einer entsprechenden, nach innen

blickenden Gelenkfacette am Condylus in funktioneller Beziehung (Führung) steht.

Alle diese Merkmale sind, das zeigt ihre ontogenetische Entwicklung innerhalb der Gattungen und der phylogenetische Vergleich erwachsener Primaten, sehr eng an die Funktion gebunden, wie im Vergangenen gezeigt wurde.

Bei den Indriidae sind nun wie bei den Simiae, wie bei *Megaladapis* und *Tarsius* (s. unten) alle diese genannten Punkte sehr ausgeprägt vorhanden (s. Tab. 19, 21 und 22). Vergleicht man aber erstens die Lemuridae und Indriidae und außerdem die Indriidae mit den Catarrhinae, so stellt man am Kiefergelenk von *Propithecus* und *Avahi* doch einige, offenbar funktionell bedingte Unterschiede fest: Bei den Indriidae ist die nach hinten gegen den Proc. art. post. gerichtete Gelenkfacette des Condylus sehr stark, fast rechtwinklig gegenüber der vorderen abgewinkelt, und der Übergang ist nicht ähnlich fließend wie bei den Catarrhinae, sondern scharf (s. Abb. 11). Auch ist diese Gelenkfacette erstaunlich groß und viel höher als breit. Die Gelenkpfanne ist nicht nur nach innen, sondern auch nach außen hoch begrenzt und dies auch im Bereich der Eminentia articularis. Dadurch erhält der in transversal-vertikaler Richtung stark dorsal konvex gewölbte Condylus, bei sagittalen Verschiebungen, eine absolut von der Gelenkbahn vorgeschriebene Führung, wie sie derart unter den Simiae praktisch nicht gefunden wird.

Beachtet man in diesem Zusammenhang, daß nach den Angaben von Edwards und Grandidier (1875–1897) und Hill (1953) die Kaumuskulatur der Lemuriformes ziemlich einheitlich und in gewissem Sinne auch relativ einfach gestaltet ist, daß aber bei allen Gattungen eine ausgeprägte Divergenz in der Zugrichtung zwischen Temporalis und Masseter-Pterygoideusschlinge besteht, so kann man mit aller Vorsicht daran denken, daß bei den Indriidae die Gestaltung der Gelenkpfanne, mit ihren ausgeprägten Begrenzungen innen und außen sowie nach hinten, als eine funktionelle Anpassung an eine motorisch noch weniger differenzierte Kaumuskulatur anzusehen ist. In funktionellem Sinne wäre nach diesen Überlegungen (die sich vor allem auf die Morphologie der knöchernen Teile gründet) bei den Indriidae der motorische Apparat noch nicht derart wie etwa bei den Catarrhinae in der Lage, den Bewegungsablauf der Mandibula, vor allem für mahlende Kaubewegungen, von sich aus derart exakt abzustimmen. Die Begrenzungen gewinnen hier eine erhöhte Bedeutung. Zweifellos stellen die mahlenden Kaubewe-

gungen, gegenüber den Öffnungs- und Schließungsbewegungen und auch gegenüber den propalinalen, ganz besondere Anforderungen an den motorischen Apparat hinsichtlich der Koordination der einzelnen Fasersysteme. Neben einer Bewegungsvermittlung der einen Seite (sich in sagittaler Richtung bewogender Condylus), ist eine entsprechende Fixierung auf der anderen Seite (am Ort verbleibender Condylus) erforderlich. Es erscheint verständlich, daß Führung und Fixierung der Condylen einmal durch eine entsprechende Gestaltung der knöchernen Bestandteile des Kiefergelenkes (bzw. des Bandapparates), zum anderen durch eine Differenzierung des motorischen Apparates ermöglicht wird. Natürlich wirken beide Faktoren zusammen, aber offenbar sind hier doch wesentliche Unterschiede zwischen den Gattungen zu erwarten.

Vergleicht man die Größe und Höhe des Proc. art. post. bei den Tupaiidae, Lemuridae und Indriidae (s. Tab. 21), so stellt man die Tatsache fest, daß der hintere Begrenzungspfeiler für die Condylen bei den Indriidae relativ viel größer ist wie bei den Lemuridae; bei den Tupaiidae aber geradezu als klein zu bezeichnen ist (s. auch Abb. 11). Damit muß man aber annehmen, daß der Processus postglenoidalis innerhalb der Halbaffen in seiner Größe und Höhe Beziehungen zu den transversalen Exkursionen der Mandibula hat und daß er offenbar, weil hier der Bewegungsablauf viel weniger exakt durch die Kaumuskulatur gesteuert werden kann (sei es aus Mangel an Formdifferenzierung, sei es aus mangelnder Koordination), bei den Indriidae als Fixpunkt für den jeweils am Ort verbleibenden Gelenkkopf eine besondere Rolle spielt. Zur Führung der beim Kauen alternierend in sagittaler Richtung sich bewegenden Condylen (die Vorschubkomponente des Masseters und die Rückschubkomponente des Temporalis ist ausgeprägt!), sind die laterale und mediale Begrenzung der Gelenkpfanne auch im Bereich der Eminentia articularis hoch und kräftig entwickelt.

Eine vergleichende Analyse der Articulatio temporo-mandibularis der Indriidae führt also zu dem Ergebnis, daß Exkursionen der Mandibula in allen drei Richtungen des Raumes, wie bei den Simiae, möglich sind¹ und dementsprechend die wichtigsten konstruktiven Merkmale hier wie dort generell übereinstimmen.

¹ Hill (1923) schreibt über Indriidae: „... In action the temporo-mandibular joint allows a wide range of lateral movement, permitting the attrition of large quantities of vegetable food during mastication, besides the more usual hinge action ...“

Mit aller Vorsicht muß man aber annehmen, daß, entsprechend einer noch primitiveren Stufe des motorischen Apparates, den Gelenkbegrenzungen als Führungen für den Condylus hier eine erhöhte Bedeutung für den Funktionsablauf bei mahlenden Kaubewegungen zukommt.

Die Tupaiidae, Lemuridae, Indriidae stellen hinsichtlich der Ausbildung des Kiefergelenkes eine morphologische Reihe dar, die uns typusmäßig (also nicht im Sinne einer phylogenetischen Aufeinanderfolge gemeint) die Entwicklung der *Articulatio temporomandibularis* der Primaten erläutern kann. Aus dem morphologisch und funktionell sehr einfachen Bau des Gelenkes, wie ihn *Tupaia* und *Tana* zeigen, hat sich mit der Aufrichtung und Erhöhung des Unterkieferastes, bei einer damit verbundenen Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber den Zahnbogen (s. Tab. 23), bei einer zunehmend funktionellen Bedeutung der Backenzahnreihen, eine neue Bewegungsfläche für die Condylen gebildet, die den propalinal-transversalen Exkursionen der Mandibula angepaßt ist. Das wesentlich Neue an der Gelenkpfanne ist gegenüber den primitiven Verhältnissen die *Facies präglenoidalis*, die durch ihre Stellung gegenüber der Kauflächenebene (= *Eminentia articularis*) und einer entsprechend orientierten Gelenkfläche des Condylus, ein Zermahlen der Nahrung im Backenzahnbereich, durch ein alternierendes Verschieben der Condylen in sagittaler Richtung, erlaubt.

Wichtig ist dabei, daß Bezahnung, Konstruktion der knöchernen Teile des Kauapparates und Kiefergelenk immer aufeinander abgestimmt sind.¹ Diesem Umstand ist es auch zu verdanken, daß man bei Beachtung aller genannten Momente, z. B. bei fossilen Funden, gute Anhaltspunkte gewinnt, um von der Form auf die Funktion zu schließen.

¹ Vergleicht man in diesem Zusammenhang die Angaben über die morphologische Differenzierung der Kaumuskulatur (s. S. 7), so gewinnt man den Eindruck, daß diese zumindest in keinem unmittelbaren Verhältnis zu den Bewegungsmöglichkeiten der Mandibula steht. Die Kaumuskulatur ist in ihrer morphologischen Differenzierung und Gestaltung relativ konservativ. Eine Funktionserweiterung wird im Verlauf der Phylogenie zuerst durch eine Veränderung von Ursprung und Ansatz der einzelnen Systeme erreicht, d. h. der knöcherne Bau des Kauapparates und die Bezahnung stehen in einem unmittelbareren Verhältnis, wie Bezahnung und Kaumuskeldifferenzierung. In diesem Sinne wäre letztere für systematische Fragen besonders wertvoll.

Gerade die Lemuriformes sind geeignet, den mechanisch-statischen Einfluß des Kauapparates auf die Schädelgestaltung zu zeigen, da im grundsätzlichen das Neurocranium noch primitiv, andererseits aber hinsichtlich des Kauapparates sich ganz beträchtliche Veränderungen finden, vor allem, wenn man *Megaladapis* mitbeachtet.¹

Der Schädel von **Megaladapis**, der mir als Abguß zur Verfügung stand (*Megaladapis* edw. grand., Anrahomana, SO-Madagaskar), ist innerhalb der Halbaffen durch seine enorme Größe ausgezeichnet, entsprechend einer Ausbildung des posteranalen Skelettes (Schultz, 1953b). Nach der Lage der Sagittalcrista, sowie nach dem großen plumpen Kronenfortsatz zu urteilen, war der Temporalis mächtig und stark rückwärtsziehend wirksam (s. Abb. 11). Darauf deutet auch eine flächenhafte, nach rückwärts gegen den massiven Proc. postglenoidalis blickende Gelenkfacette des Condylus hin, die, ähnlich wie bei den Indriidae, sich zungenförmig am Ramus ascendens mandibulae nach unten erstreckt.

Andererseits ist aber auch eine flächenhafte vordere, nach oben gegen die Eminentia articularis gerichtete Gelenkfläche am Condylus vorhanden. Beachtet man die kräftigen Jochbögen, die flächenhafte Lamina lat. der Proc. pterygoidei und vor allem auch den sehr flächenhaften, relativ hohen und steil gegenüber dem Zahnbogen aufgerichteten Unterkieferast (s. Tab. 22), so kann man an der funktionell großen Bedeutung der Masseter-Pterygoideusschlinge und an mahlenden Kaubewegungen nicht zweifeln. So ergibt auch die Gebißanalyse (Thenius, 1953), daß bei *Megaladapis* eine ausgesprochene Verlängerung der Molaren zur Vergrößerung der Kaufläche auf Kosten des mehr schneidenden Prämolarenabschnittes aufgetreten ist und daher mit relativ viel ausgeprägteren Kaudrücken aus dem Backenzahnbereich zu rechnen ist wie z. B. bei *Lemur*.

Tabelle 22. Die Höhe des Unterkieferastes in Prozent der Alveolarbogenlänge (ohne Processus coronoideus!) (Mittelwerte)

<i>Tupaia</i>	32
<i>Lemur</i>	39
<i>Megaladapis</i>	86
<i>Propithecus</i>	92
<i>Daubentonia</i>	59
<i>Perodicticus</i>	64
<i>Tarsius</i>	68

¹ Meg. wird von Simpson (1945) zur Familie der Lemuridae gezählt.

Zur Annahme transversaler Exkursionen der Mandibula gelangt man aber ebenso, wenn man die Gelenkpfanne betrachtet. Sie ist entsprechend dem ganzen Kauapparat groß. Vor allem ist die Breite des Kiefergelenks (in % der Hirnschädelbreite) größer wie bei irgendeinem der recenten Primaten (s. Fig. 6). Auch *Megadapis* zeigt die Abhängigkeit der Breite und transversalen Lage der Gelenkpfanne von der Jochbogenbreite. Da bei Meg. der Hirnschädel aber rel. klein, Gesichtsschädel und Zahnapparat aber außerordentlich groß sind, kommen diese Verhältnisse hier so extrem zur Geltung. Meg. weist erneut darauf hin, daß auch die Breite der Schädelbasis (Biauricularbreite) von der Größe des Splanchnocraniums, vor allem von der Breite und transversalen Lage der Gelenkpfanne, beeinflußt wird (Verankerung der Gelenkpfanne gegenüber dem Hirnschädel).

In sagittaler Richtung findet man im Bereich der Gelenkpfanne die schon bei den Simiæ und Indriidæ festgestellte Unterteilung in eine Fossa glenoidalis und eine vorn anschließende, wulstförmige, ventral vorspringende Eminentia articularis. Die funktionellen Begrenzungen für den Condylus sind kräftig und hoch. So der die Fossa glenoidalis hinten begrenzende Proc. postglenoidalis und eine medial-ventral aufgewölbte Pars entoglenoidea im Bereich der Facies parglenoidalis (s. Tab. 21).

Eine derart ausgebildete Eminentia articularis, die nach innen von einer aufgewölbten Pars entoglenoidea begrenzt wird, findet man aber bei den Primaten immer dann, wenn mahlende Bewegungen der Mandibula bei der Nahrungsverarbeitung eine wesentliche Rolle spielen. Hinzukommt, daß auch bei *Megadapis* das Kiefergelenk gegenüber der Kauflächenebene überhöht gelagert ist, entsprechend einem aufgerichteten, relativ hohen und flächenhaften Ramus ascendens mandibulae (s. Tab. 23).

Entgegen den recenten Lemuridæ findet man bei Meg. die ventrale Wand der Bulla ossea nicht ähnlich aufgetrieben und auch nicht in ähnlicher Nachbarschaft zur Gelenkpfanne. Sie nimmt einen viel kleineren Raum der pharyngealen Fläche der Basis ein, entsprechend einer relativen Größenkonstanz der Bulla. Der bei Meg. größere Abstand zwischen Bulla und Gelenkpfanne ist ursächlich auf die ausgeprägte Verlagerung der Gelenkpfanne in lateraler Richtung (gegenüber dem Hirnschädel) zurückzuführen (s. Fig. 6). Die gegenüber den recenten Lemuridæ stark abgewandelte Relation Neurocranium/Splanchnocranium ist für die veränderten

Größen und Lageverhältnisse der Regio temporomandibularis bei *Megaladapis* ursächlich zu beachten.

Hofer (1953) hat instruktiv nachgewiesen wie die Innentopographie des Schädels in sagittaler Richtung durch die Größendivergenz zwischen Gehirn- und Gesichtsschädel verändert wird. Von seinen aufgestellten Hauptmerkmalsgruppen ist für unsere Fragestellung die bei *Megaladapis* ausgeprägte Elevation des Gesichtsschädels (Airorhynchie, s. Hofer, 1952, 1953) von besonderem Interesse, weil sie ursächlich mit den mechanisch-statischen Verhältnissen des Kauapparates zusammenhängt.

Vergleicht man *Lemur* und *Megaladapis* (s. Abb. 11), so findet man bei beiden im Bereich der Schädelbasis Basioccipitale und Basisphenoid in einer Linie hintereinander gelegen. Die Basis ist gestreckt und die Gelenkpfanne liegt in der gleichen Höhe wie BO und BS. Damit ist aber klar, daß die kaufunktionell wichtige Überhöhung der Gelenkpfanne gegenüber der Kaufläche bei *Megaladapis*, nicht durch eine dorsale Verlagerung gegenüber BO und BS und noch viel weniger durch eine entsprechende Abänderung der Schädelbasis, gegenüber *Lemur* erreicht wurde. Die bei *Megaladapis* gegenüber *Lemur* erforderliche Überhöhung des Kiefergelenks zur Kaufläche geschah durch eine extreme Elevation der Zahnbogen, die im Gegensatz zu *Alouatta* hier mit einer solchen des ganzen Gesichtsschädels einhergeht.

Bei *Lemur*, bei dem wir nach der Gestaltung von Gelenkkopf und Gelenkpfanne in erster Linie mit Öffnungs- und Schließbewegungen zu rechnen haben, liegt das Kiefergelenk gegenüber der Zahnreihe tief (s. Tab. 23). Zahnbogen und Gesichtsschädel sind gegenüber der gestreckten Basis dekliniert (s. a. Starck, 1953).

Bei *Megaladapis* dagegen gibt es eine Reihe von Indizien (s. oben) die darauf hinweisen, daß mahlende Exkursionen im Backenzahnbereich für die Nahrungsverarbeitung sehr wesentlich sind. Eine solche Bevorzugung der Backenzahnreihe geht aber bei den Primaten immer mit einer Überhöhung des Kiefergelenks zur Kauflächenebene einher (s. Tab. 23) (funktionelles Prinzip). Da aber die Basis, aus Gründen der Entfaltung des Gehirns (Hofer, 1953), gestreckt ist und da, wie bisher wiederholt gezeigt wurde, die Gelenkpfanne an die Haltung der Basis gebunden ist, vor allem eine dorsale Verlagerung bei einer orthotischen Basis nie gefunden wird, wurde die Überhöhung des Kiefergelenks hier durch eine entsprechende Einstellung der Zahnbogen (Elevation) erreicht. Die

Airorhynchie bei *Megaladapis* ist nicht allein auf die starke Vergrößerung des Gesichtsschädels zurückzuführen, sie stellt vor allem eine Anpassung an die gegenüber *Lemur* wesentlich veränderten mechanisch-statischen Verhältnisse des Kauapparates dar. Ein Vergleich von *Lemur* und *Megaladapis* zeigt aber auch deutlich, daß die Haltung der Schädelbasis von den sehr verschiedenen statischen Einflüssen des Kauapparates nicht sehr wesentlich berührt wird. Wie schon früher betont, wird die Anpassung an die veränderten funktionellen Verhältnisse im Bereich des Gesichtsschädels selbst gelöst (s. a. *Alouatta* und *Papio sphinx*). Eine gewisse, sekundäre Modifizierung der Haltung von BO und BS durch die jeweilige Größenrelation Splanchnocranium/Neurocranium, die sich bei einem Dominieren des ersteren in einer weiteren Streckung äußert, ist aber auch hier angedeutet.

Daubentonia erweist sich unter den recenten Primaten in Zahn- und Kiefergelenkbau einmalig spezialisiert. Starck (1953) hat auf die Gestaltung des Gesichtsschädels im Zusammenhang mit der Ausbildung des nagerähnlichen Gebisses hingewiesen.

Im Bereich der Regio temporo-mandibularis sind die Verhältnisse hinsichtlich Pars petrosa und Pars tympanica wie bei den übrigen madagassischen Halbaffen. Die Bulla ossea ist aber relativ weniger gebläht. Hier wie dort ist die ventrale Wand der Pars petrosa in enger Nachbarschaft zum Kiefergelenk.

Die Gelenkpfanne ist bei *Daubentonia* gegenüber allen übrigen recenten Primaten sonderheitlich gestaltet¹: Sie stellt eine gegenüber der Schädellängsachse etwas oral-medial gerichtete, sehr lange Rinne dar (s. Fig. 5 und Abb. 11), die in transversal-vertikaler Richtung ausgeprägt konkav, in sagittaler dagegen völlig plan ist. Sowohl eine Eminentia articularis, wie eine Fossa glenoidalis, wie ein Proc. postglenoidalis fehlen völlig (s. Tab. 21).

Auch der Gelenkkopf unterscheidet sich von dem der übrigen Primaten. Er ist mit seinem längsten Durchmesser nicht transversal, sondern sagittal gestellt. Die Kontur der Gelenkfläche ist seitlich gesehen flach konvex, in transversal-vertikaler Richtung stärker nach oben gewölbt. Dabei ist hier der Wölbungsradius der Gelenkpfanne transversal-vertikal wesentlich größer wie der des Gelenkkopfes. Hervorzuheben ist auch, daß der Gelenkkopf die Molarenreihe hier

¹ Entgegen der Ansicht von Peters (1866) findet sich keine Übereinstimmung mit den übrigen recenten Halbaffen.

überhaupt nicht überragt, dagegen in sagittaler Richtung einen relativ großen Abstand vom letzten Molaren zeigt.

Vergleicht man an den Sagittalschnitten der Abb. 11 *Propithecus* und *Daubentonia*, so erkennt man folgende markante Lageveränderung der Muskelapophysen des Unterkiefers: Der Kronenfortsatz liegt bei *Daubentonia* gegenüber dem Condylus viel weiter oral. Dadurch wird erstens die Kraftentfaltung des Temporalis infolge der veränderten Hebelwirkung größer, außerdem aber gleichzeitig die Rückschubkomponente begünstigt. Umgekehrt nehmen die Masseterfasern bei *Daubentonia* einen sehr schrägen Verlauf nach vorne — oben, weil der Unterkieferast relativ sehr niedrig (fliehender *Angulus mandibulae*), aber trotzdem Ursprung und Ansatz des Masseter in oral-aboraler Richtung in beträchtlicher Entfernung auseinanderliegen, was die Vorschubkomponente begünstigt. Durch diese ausgeprägte Richtungsdivergenz zwischen Temporalis und Masseter werden ausgesprochen große und gleichzeitig sehr beherrschte und kraftvolle Bewegungen des Unterkiefers in sagittaler Richtung ermöglicht. Für solche wechselnde Vor- und Rückschubbewegungen, wie sie auch durch die Ausbildung der Bezahnung, vor allem die Abschleifung der Incisivi wahrscheinlich gemacht werden, stellt die Gelenkpfanne, als eine in sagittaler Richtung plane Führungsrinne, für den schlittenförmigen Gelenkkopf eine ideale Bewegungsbahn dar.

Der konstruktive Bau des Unterkieferastes, der Gelenkpfanne und des Gelenkkopfes lassen erkennen, daß bei dieser Gattung die proplinalen Exkursionen in ganz besonderer Weise vorherrschen, die möglicherweise aber auch, vor allem zur Verarbeitung der Nahrung im Backenzahnbereich, geringe transversale —, also alternierende, sagittal gerichtete Bewegungen der Condylen mit einschließt. Eine Konvergenz in der Bezahnung zu den Nagern wird durch eine solche des Kiefergelenks und des *Ramus ascendens mandibulae* ergänzt. Soweit man aus der Literatur ersehen kann (Hill, 1953), unterscheidet sich aber die Kaumuskulatur in ihrer morphologischen Differenzierung nicht so wesentlich von den übrigen Lemuriformen; sie ist trotz der starken Spezialisierung der Bezahnung und der knöchernen Bestandteile des Kauapparates relativ konservativ geblieben. Der Effekt der ausgeprägten und kraftvollen Vor- und Rückschubbewegungen wurde hier durch eine entsprechende Gestaltung des Gesichtsschädels (vor allem des Unterkieferastes) und des Kiefergelenks ermöglicht.

Untersucht man bei *Daubentonia* die ausgeprägte Verlängerung der Gelenkpfanne genauer, so kommt man zu dem Schluß, daß der Proc. postglenoidalis bei *Daubentonia* nicht verlorenging, sondern nach hinten umgelegt, in die horizontal gestellte Gelenkfläche mit einbezogen wurde und dadurch erst die starke Verlängerung der Gelenkrinne ermöglichte¹; also eine funktionelle Anpassung ganz besonderer Art darstellt. Für eine solche Ansicht gibt es verschiedene Anhaltspunkte:

Vergleicht man die sagittale Lage des Proc. postglenoidalis bei den verschiedenen Gattungen der Prosimiae (s. Abb. 11), so sieht man, daß er sich ziemlich konstant zwischen Sella turcica und dem Vorderrand des Foramen magnum findet, und daß dementsprechend die Fossa glenoidalis ziemlich unmittelbar hinter der Sattellehne, um die Höhe der Sutura spheno-basilaris liegt. Nimmt man nun bei *Daubentonia* an, daß der Proc. art. post. nach hinten umgelegt wurde, so kommt die bei allen übrigen Gattungen ventral gerichtete Spitze des Proc. art. post. beim Fingertier nahe dem Basion zu liegen. Damit hätte sich aber gegenüber der Sella turcica nicht das ganze Gelenk nach hinten verlagert, sondern nur der hintere Anteil der Gelenkpfanne wäre, durch Einbeziehung des Proc. postglenoidalis in den horizontalen Abschnitt, unter Verlust der Funktion einer hinteren Begrenzung für die Condylen, vergrößert worden.

Beachtet man die Form der Bulla ossea bei *Daubentonia*, zum Verhalten der übrigen Lemuriformes, so ist auffallend, wie die Paukenblase nach hinten-lateral gegen die Gehöröffnung ausgezogen erscheint (vgl. Abb. 11). Durch die Vergrößerung der Gelenkpfanne nach hinten erfolgte eine entsprechende Verlagerung der Gehöröffnung nach hinten, die aus diesem Grunde bei *Daubentonia* mehr dem Basion genähert ist wie bei allen übrigen untersuchten Prosimiae.

Das Fehlen einer hinteren Begrenzung der Gelenkpfanne bei *Daubentonia* wird dem Verständnis näher gebracht, wenn man im Auge behält, daß die motorisch relativ einfach zu bewältigenden propalinalen Exkursionen der Mandibula durch die starke Richtungsdivergenz von Temporalis und Masseter (s. oben) sehr beherrscht möglich sind. Wäre für die Ausbildung eines Proc. art. post. bei den Primaten allein der rückwärts gerichtete Zug des Temporalis von Bedeutung, so wäre z. B. kaum zu verstehen, daß bei dem in Abb. 9 wiedergegebenen männlichen Mandrill dieser hintere Begrenzungspfeiler

¹ Aus der Abb. eines kindl. Schädels (Peters, 1866) zu schließen, erfolgt die Einbeziehung des Proc. art. post. in die Gelenkbahn erst im Verlauf der Ontogenie.

relativ sehr niedrig ist und warum er bei den Indriidae gegenüber den recenten Lemuridae plötzlich sehr viel größer ausgebildet ist. Der Temporalis ist beim männlichen *Papio sphinx* nicht nur sehr mächtig, er hat auch eine ausgesprochen große Rückschubkomponente (s. Verlagerung des Kronenfortsatzes nach oral gegenüber dem weiblichen Beispiel in Abb. 9; beachte das Verhalten bei *Daubentonia* in Abb. 11). Wie früher gezeigt wurde, ist aber beim männlichen Mandrill damit zu rechnen, daß sekundär, infolge der enormen Verlängerung des Unterkiefers, die transversalen Exkursionen der Mandibula zurückgetreten sind und daß hier die Verarbeitung der Nahrung viel ausgesprochener durch eine Verschiebung der Zahnreihen in sagittaler Richtung erfolgt (beachte die ontogenetische Entwicklung). Außerdem findet sich auch bei *Papio sphinx* eine funktionelle Dominanz des Vordergebisses.

Diese in gewissem Sinne ähnlichen funktionellen Verhältnisse (Domines Vordergebisses gegenüber der Backenzahnreihe) wie bei *Daubentonia* zeigen sich im Bereich des Kauapparates, des knöchernen Gesichtsschädels und des Kiefergelenks: Bei beiden ist die Gelenkpfanne gegenüber der Kauflächenebene in sagittal-verticaler Richtung nach vorne-oben zurücktretend. Eine Eminentia articularis, im Sinne einer oral-ventral geneigten schiefen Ebene, fehlt. *Papio sphinx* zeigt sehr deutlich, daß diese Entwicklung funktionell bedingt ist, da sie erst spät in der Ontogenie und vor allem bei männlichen Tieren auftritt, indem die in jugendlichen Stadien vorhandene Eminentia articularis durch eine Auffüllung der Fossa glenoidalis durch Knochensubstanz zunehmend verlorengeht, wodurch gleichzeitig die Gelenkpfanne etwas ventral verlagert wird. Auch in der ventral konkaven Kauflächenkurve zeigen beide Gattungen Übereinstimmung, aber auch sie tritt, wie die konvergente Ausbildung des Unterkieferastes, erst spät gegen Ende des Durchbruchs der Dauerzähne bei Mandrill auf, und wiederum bei männlichen Tieren stärker wie bei weiblichen.

Papio sphinx ist aber auch ein gutes Beispiel um erneut zu zeigen, wie eng Form und Funktion des ganzen Schädels verbunden sind. Untersucht man bei Mandrill die Haltung von BO und BS sowie die Stellung der Zahnbogen zum BS im Verlauf der Ontogenie, so findet man bei dieser Gattung ein in einer Richtung grundsätzlich anderes Verhalten wie z. B. bei *Alouatta*: Wohl wird auch bei Mandrill die Orthose zwischen BO und BS immer ausgeprägter (die absolute Größe der Knickung ist bei beiden natürlich verschieden, hier interessiert aber die ontogenetische Entwicklungstendenz), was bei beiden die Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BO begünstigt. Bei Mandrill wird aber, im Gegensatz zu *Alouatta* der Zahnbogen gegenüber dem BS im Verlauf der Ontogenie (Milchgebiß — Dauergebiß) dekliniert, d. h. die Backenzahnreihe wird relativ weniger ausgeprägt in ventraler Richtung verlagert wie das Prosthion. Die bei Mandrill auch im Erwachsenenalter ausgeprägte Klinorrhynchie ist, neben einer meist noch angedeuteten Schädelbasiskyphose, vor allem auf eine Deklination des Gesichtsschädels gegenüber dem Basisphenoid zurückzuführen. Eine solche ontogenetische Stellungsänderung der Zahnbogen läßt sich aber nur dem Verständnis näherbringen, wenn man die besonderen kaufunktionellen Gegebenheiten bei Mandrill, wie sie geschildert wurden, im Auge behält. Auch hier zeigt sich, daß die kaufunktionell wichtige vertikale Lage der Gelenkpfanne gegenüber der Kaufläche im wesent-

lichen mit konstruktiven Veränderungen des Gesichtsschädels einhergeht und daß im Bereich des Splanchnocraniums Form und Funktion weitgehend Hand in Hand gehen, während die Haltung der Schädelbasis ganz ausschlaggebend an die Entfaltung des Gehirns gebunden ist. Beide Momente haben aber, wenn auch auf völlig verschiedener Grundlage, einen maßgebenden Einfluß auf die Gestaltung des Schädels und insbesondere auf die Stellung des Splanchnocranium zum Neurocranium.

Die **Lorisiformes** sind gegenüber den madagassischen Halbaffen im Bereich der Regio temporo-mandibularis vor allem im Verhalten von Pars petrosa und Pars tympanica gekennzeichnet. Hier wird das Tympanicum im Verlauf der Ontogenie nicht von der Bulla ossea umschlossen, sondern es ossifiziert äußerlich mit der Pars petrosa (s. Clark, 1934; van Kampen, 1905). Außerdem ist die Bulla ossea in der Regel weniger, auffallend dagegen die Pars mastoidea pneumatisiert. Durch die geringe Blähung der Bulla liegt die Gelenkpfanne bei *Perodicticus* nur noch im medial-hinteren Teil in unmittelbarer Nachbarschaft zur Pars petrosa. Der bei allen Lorisidae ziemlich breite, schräg ventral-aboral gerichtete Proc. postglenoidalis verschmilzt bei Erwachsenen mit dem Tympanicum, das bei *Nycticebus* einen relativ langen, äußeren knöchernen Gehörgang bildet.

Die Gelenkpfanne zeigt ähnliche Verhältnisse wie bei den Lemuridae. Sie ist wesentlich breiter wie lang (s. Tab. 20) und läßt eben angedeutet eine eigentliche Facies präglenoidalis erkennen, die nach hinten durch einen seichten Einschnitt vom Proc. postglenoidalis getrennt ist. Eine ventral aufgewölbte Pars entoglenoidea ist meist deutlich.

Der Condylus zeigt rollenförmige Gestalt und ist etwas nach hinten-innen gegenüber der Schädelquerachse gestellt. Er liegt nur wenig über der Kaufläche erhöht (s. Tab. 23), blickt aber seitlich gesehen schon mehr nach oben wie nach hinten-oben. In transversal-vertikaler Richtung ist seine Gelenkfläche breit mit angedeutet S-förmiger Kontur und einer kleinen nach innen gerichteten Gelenk-facette. Bei *Nycticebus* ist die Gelenkpfanne (vor allem hinsichtlich ihrer Länge) gegenüber dem Condylus relativ flächenhafter wie bei *Perodicticus* und *Galago*. Keine der Gattungen der Lorisidae läßt aber eine ähnliche Differenzierung des Kiefergelenkes erkennen, wie sie für die Indriidae als charakteristisch beschrieben wurde.

In Übereinstimmung mit der Bezahnung und dem Bau des Unterkieferastes, sowie der Gelenklage gegenüber den Zahnbogen, hat man bei den Lorisidae in erster Linie mit Öffnungs- und

Schließungsbewegungen der Mandibula zu rechnen, die aber, wenigstens andeutungsweise, durch propalinal-transversale Exkursionen erweitert sind. Kaufunktionell zeigen sich also ähnliche Verhältnisse wie bei den Lemuridae (s. o.).

Demgegenüber ist bei **Tarsius** wiederum mit universellen Bewegungen im Kiefergelenk zu rechnen. Hier wird die Gelenkgegend an der Basis durch die riesigen Paukenblasen, die sich in der Mittellinie annähernd berühren und die sich auch sehr weit nach vorn erstrecken, charakterisiert. Sie bilden eine sehr hohe und sehr steil abfallende mediale Begrenzung der Gelenkpfanne, die dadurch ausgesprochen eng und tief erscheint (s. Abb. 11). In sagittaler Richtung findet man eine tiefe, enge Fossa glenoidalis, die vorne unmittelbar in eine hohe, oral-ventral steil ansteigende Eminentia articularis übergeht (s. Abb. 11 und Tab. 21). Ein vom Tympanicum gebildeter, knöcherner Gehörgang ist mit dem steil ventral aufragenden Proc. postglenoidalis verschmolzen, der die Fossa glenoidalis hinten begrenzt.

Der Unterkieferast, gegenüber dem Unterkieferkörper steil aufgerichtet, zeigt einen zum Zahnbogen überhöhten Condylus. Während der Kronenfortsatz ziemlich klein ist und in sagittaler Richtung stark dem Gelenkkopf genähert liegt, ist der Angulus mandibulae breit-rundlich, flächenhaft.

Starck (1953) hat gezeigt, wie die bei diesen Tieren hoch spezialisierten Augen, aus räumlichen Gründen, die Gestaltung des Schädels und der Schädelbasis beeinflussen. Durch die räumlichen Ansprüche der Augen bedingt, ist der Gesichtsschädel relativ hoch (s. Biegert), so daß hier allein schon aus räumlichen Gründen die kaufunktionell erforderliche Überhöhung der Gelenkpfanne gegenüber den Zahnbogen ermöglicht wird. Trotz der funktionellen Spezialisierung des Kauapparates ist daher der Kieferschädel bei **Tarsius** gegenüber dem BS dekliniert, während bei **Propithecus**, und noch ausgeprägter bei **Megaladapis**, im Zusammenhang mit einem relativ niedrigen Gesichtsschädel, die Überhöhung des Kiefergelenks zur Kaufläche durch eine Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BS ermöglicht wird. Die vertikale Lage der Fossa glenoidalis ist gegenüber dem BS (Sella turcica) fixiert, daher müssen die konstruktiven Erfordernisse des Kauapparates entweder durch eine ventrale Überhöhung des Kieferschädels gegenüber der Basis oder durch eine Stellungsänderung (Elevation) ermöglicht werden.

Gerade solche extremen Formen lassen erkennen, wie Form und Funktion eng aufeinander abgestimmt sind. Räumliche Verhältnisse und mechanisch-statische Gegebenheiten sind komplexhaft verbunden. Für die vertikale Kiefergelenklage heißt dies, daß bei allen den Gattungen der Primaten, wo universelle Exkursionsmöglichkeiten der Mandibula auftreten (vor allem zur Verarbeitung der Nahrung im Backenzahnbereich durch transversal-propalinalen Exkursionen der Mandibula), die Fossa glenoidalis eine beträchtliche Überhöhung gegenüber den Zahnbogen aufweist (s. Tab. 23). Die jeweilige Ausbildung der basalen Fläche des Neurocranium, die sich an der Haltung (vor allem der cerebralen Fläche) von Basiocipitale und Basisphenoid ablesen läßt, setzt hier aber eine Grenze nach oben. Um im gegebenen Falle aber trotzdem die kaufunktionell günstige Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber der Kaufläche zu erreichen, werden die Zahnbogen in ihrer ventralen Lage bzw. Stellung variiert.

Tabelle 23. Die vertikale Höhenlage der Fossa glenoidalis über der Kaufläche (senkrechter Abstand des am weitesten dorsal gelegenen Punktes der Fossa glenoidalis über der Kauflächenebene in Prozent der Basion-Prosthion-Länge).

	inf. I	inf. II	adult
<i>Homo recens</i>	11	25	38
<i>Gorilla</i>	17	33	40
<i>Pan</i>	17	24	30
<i>Pongo</i>	17	31	36
<i>Hylobates</i>		13	21
<i>Symphalangus</i>			22
<i>Nasalis</i>			22
<i>Macaca mulatta</i>	13	16	23
<i>Macaca philippin.</i>			17
<i>Papio sphinx</i>		19	17
<i>Ateles</i>		17	25
<i>Cebus</i>		11	21
<i>Alouatta</i>		21	35
<i>Aotes</i>			19
<i>Tarsius</i>			14
<i>Perodicticus</i>			4
<i>Daubentonina</i>			0
<i>Propithecus</i>			15
<i>Megaladapis</i>			31
<i>Lemur</i>			4
<i>Tupaia</i>			2

Bei allen Gattungen, wo einfache Öffnungs- und Schließbewegungen vorherrschen, ist eine derartige Überhöhung der Gelenkpfanne (und des Unterkieferastes) nicht erfolgt (s. Tab. 23; *Tupaia*, *Lemur*, *Perodicticus*). Eine Elevation der Zahnbogen gegenüber der praktisch gestreckten Schädelbasis findet man nie.

Bei *Daubentonia* liegt das Gelenk unter allen Primaten zur Kaufläche am tiefsten. Der Gelenkkopf überragt die Molarenreihe nicht. Auch hier finden sich die generellen Beziehungen der Gelenkpfanne zur medialen Schädelbasis, wenn sie auch, im Sinne einer funktionellen Anpassung, etwas ventral verlagert scheint. Die ursprüngliche Deklination der Zahnbogen gegenüber dem BS bleibt erhalten.

Demgegenüber werden wir grundsätzlich eine Elevation des Gesichtsschädels gegenüber dem BO dann zu erwarten haben, wenn erstens die Streckung zwischen BO und BS ausgeprägt ist und wenn außerdem eine Überhöhung des Kiefergelenks gegenüber der Kaufläche angestrebt wird, d. h. wenn bei relativ einfachem und unspezialisiertem Bau des Hirnschädels die Nahrungsverarbeitung im Sinne einer funktionellen Bevorzugung der Backenzahnreihe („Kauen“) fortgeschritten ist.

Der klinorhynche Schädel (Einteilung nach Hofer, 1952), wie ihn z. B. *Tupaia* und *Lemur* (s. Abb. 11) zeigen, ist phylogenetisch primitiv, weil Gehirn und Kauapparat¹ relativ einfach und unspezialisiert sind. Eine ähnliche Primitivität des Neurocraniums (Hofer, 1953) aber hohe Spezialisierung des Kauapparates führt bei *Megaladapis* aus mechanisch-statischen Gründen des Kauapparates zu einer ausgeprägten Airorhynchie. Während aber hier Zahnbogen und Stellung des Gesichtsschädels übereinstimmen, zeigen *Alouatta* und *Pongo* die relative Unabhängigkeit dieser beiden. Die pharyngeale Gaumenfläche ist konservativer wie der Zahnbogen. Beim Menschen schließlich ist die gewaltige Spezialisierung des Gehirns maßgebend für die deklinierte Stellung der Zahnbogen gegenüber der pharyngealen Fläche des BO. Eine ontogenetische Elevation der Zahnbogen gegenüber dem BS wird durch die unter den Primaten einmalig zunehmende Kyphose zwischen BO und BS, verdeckt.

Eine ontogenetisch-phylogenetische Analyse des Kiefergelenks und seine Beziehungen zum Schädel zeigte, daß ein vermehrtes Verständnis für die konstruktiven Prinzipien des Schädelbaues zu

¹ Im Sinne der Funktion.

gewinnen ist, wenn man neben den räumlichen Verhältnissen von Neurocranium und Splanchnocranium, auch auf die mechanisch-statischen Faktoren des Kauapparates achtet. Neben der Evolution des Gehirns ist auch eine solche des Kauapparates festzustellen. Beide sind relativ unabhängig und dementsprechend ist, je nach der Spezialisierungshöhe dieser beiden, bei den einzelnen Gattungen mit sehr verschiedenen Bildern zu rechnen. Tarsius kann als gutes Beispiel gelten wie durch die Spezialisierung eines bestimmten Organabschnittes (Auge) die räumlichen Verhältnisse verändert werden (Starck, 1953), die sowohl am Gehirnschädel wie am Gesichtsschädel zu erkennen sind. Mit der starken Vergrößerung der Augen geht eine ventrale Überhöhung der Zahnbogen, also umgekehrt eine Überhöhung des Kiefergelenkes schon allein aus räumlichen Gründen einher, so daß eine Deklination des Gesichtsschädels gegenüber dem BS erhalten bleibt, wiederum aus völlig anderen Ursachen wie bei *Tupaia* und *Lemur*. Die relative Selbständigkeit einzelner Funktionssysteme und ihre Abstimmung zueinander im Bereich eines Körperteils (in unserem Falle des Primatenschädels) ist deutlich. Neben generellen Konstruktionsprinzipien müssen im Einzelfalle auch Spezialisierungen besonderer Art beachtet werden, die aber gerade für die Lösung der Problematik des Baues des Primatenschädels besonders wertvoll sind.¹

D Zusammenfassung und Charakterisierung des Kiefergelenkes der Primaten

Die *Articulatio temporo-mandibularis* ist innerhalb der Primatenreihe in ihrer knöchernen Ausbildung in erster Linie an zwei Schädelemente, die *Pars squamosa ossis temporalis* und das Dentale gebunden. Infolge der unmittelbaren Nähe des stato-acustischen Apparates, können sich aus räumlichen Gründen auch die übrigen Teile des *Os temporale* (*Pars petrosa*, *Pars tympanica*) an der Gestaltung der Gelenkgegend beteiligen. Der Ausbildung und Lage der einzelnen Abschnitte des *Os temporale* kommt für alle systematisch-phylogenetischen Fragen besondere Bedeutung zu.

Dabei ist zu beachten, daß in frühontogenetischen Stadien das Bild bei allen Primatengattungen noch sehr einheitlich ist: Die

¹ Diese Verhältnisse werden eingehend in einer abschließenden Arbeit des Autors behandelt.

Gelenkpfanne, auf der hinteren Jochbogenwurzel gelegen (Pars glenoidea), zeigt sich als einfache, sehr seichte Grube (Fossa glenoidalis), die hinten nur vom Processus postglenoidalis begrenzt wird. Völlig undifferenziert ist auch der Gelenkkopf des Unterkiefers, dessen rundlich gewölbte Gelenkfläche in Fortsetzung des Ramus ascendens mandibulae rückwärts in die Tiefe der Fossa glenoidalis blickt. Die Einheitlichkeit des Bildes ist durch eine weitgehende Übereinstimmung der ontogenetischen Anlagen und die relative Funktionslosigkeit des Kauapparates bedingt. Infolge der Größe des Hirnschädels liegt das Kiefergelenk in transversaler —, vor allem aber in sagittaler Richtung bei allen noch weitgehend zentral unter diesem. Die Pars squamosa stellt eine in sich nicht gewinkelte Platte dar, die in ihrer Gesamtheit, der Form des Gehirns entsprechend, seitlich schräg liegend, den Übergang von der eigentlichen Schädelbasis zur Hirnschädelwand bildet. Eine Unterteilung in eine Pars horizontalis und Pars verticalis fehlt. Die rundlich bis spindelförmige Pars petrosa ist relativ voluminös und überragt zu diesem Zeitpunkt grundsätzlich die pharyngeale Fläche des Basioccipitale ventral. Der noch weitgehend horizontal orientierte Annulus tympanicus liegt ihr außen auf. Durch die ontogenetisch früh angelegte Bezahnung ist der Ramus horizontalis der Mandibula aus räumlichen Gründen relativ groß, während der Ast, in seiner Form noch völlig undifferenziert, bei allen in Fortsetzung des Korpus nach hinten gerichtet ist. Dementsprechend liegt das Kiefergelenk in Höhe der Kauleiste, also einheitlich tief. Der ganze Gesichtsschädel ist jetzt noch in erster Linie durch die räumlichen Verhältnisse der Bezahnung, der Nasenhöhle, der Orbitae usw. bestimmt. Die Ausbildung der Jochbogen, der Proc. pterygoidei, des Gaumengewölbes, des Unterkieferastes, sowie die Nahtstellen zwischen Gesichtsschädel und Gehirnschädel zeigt, daß eine Modellierung durch die funktionellen Kräfte des Kauapparates noch weitgehend fehlt.

Mit dem Durchbruch der Bezahnung, vor allem aber mit der zunehmenden Vervollständigung des Gebisses, treten nicht nur Größenverschiebungen zwischen Neurocranium und Splanchnocranium auf, sondern es zeigen sich nun auch bei den einzelnen Gattungen ganz charakteristische Unterschiede funktioneller Art im Bereich des Kauapparates, die mit einer entsprechenden Spezialisierung des Gesichtsschädels und des Kiefergelenkes einhergehen. Die engen Beziehungen zwischen Form und Funktion erlauben es, auch an einem mazerierten Schädelmaterial auf vergleichend-anatomischer Grundlage, eine funktionelle Analyse des Kiefergelenkes durchzuführen.

Bei den erwachsenen Primaten lassen sich drei generelle Typen im Bau der *Articulatio temporo-mandibularis* unterscheiden, die mit einer entsprechend charakteristischen Konstruktion des Kauapparates verknüpft sind:

1. Einen unspezialisierten, morphologisch und funktionell primitiven, ginglymischen Gelenktypus; verbunden mit insgesamt einheitlich gebauten, spitzen Zähnen bzw. Höckern, einem langen Unterkieferkörper aber niedrigem Ast, der mit langen, schlanken Muskelfortsätzen versehen ist und bei dem das Kiefergelenk nur unwesentlich über der Zahnreihe erhöht ist (primitiv insectivorenähnlicher Typus).

2. Einen einseitig spezialisierten, morphologisch und funktionell den propalinalen Exkursionen der *Mandibula* angepaßten Gelenktypus, der mit einer starken Vergrößerung der ersten *Incisivi*, bei Verlust der *Canini*, einhergeht. Der Unterkieferast ist flächenhaft breit aber niedrig und das Kiefergelenk liegt in Höhe der Molaren, also sehr tief (nagerähnlicher Typus).

3. Einen universell spezialisierten, der *Mandibula* Exkursionen in allen drei Richtungen des Raumes erlaubenden Gelenktypus, bei dem die Flächenvergrößerung der Backenzahnreihe bemerkenswert ist. Hier findet man einen gegenüber dem Unterkieferkörper scharf nach oben gewinkelten, relativ flächenhaften und hohen Unterkieferast und dementsprechend ein, im Gegensatz zu den eben genannten Typen, stark gegenüber der Kaufläche überhöhtes Kiefergelenk (omnivor-frugivorer Typus).

Auf Grund der ontogenetisch-phylogenetischen Analyse an recenten Primaten darf angenommen werden, daß der erstgenannte Typus primitiv und generell als Ausgangspunkt der Kiefergelenkentwicklung bei den Primaten anzusehen ist¹. Er ist unter den recenten Primaten am deutlichsten bei den **Tupaïidae**: In der zur Schädellängsachse quer gestellten, seicht-rinnenförmigen, breiten, aber sehr kurzen Gelenkpfanne (= *Fossa glenoidalis*), die hinten von einem relativ kleinen *Proc. postglenoidalis* begrenzt wird, artikuliert ein absolut rollenförmiger Gelenkkopf, der praktisch ausschließlich zu Drehbewegungen um seine transversale Achse befähigt ist. Öffnungs- und Schließungsbewegungen im Sinne reiner Scharnierbewegungen spielen die dominierende Rolle auch zur

¹ Die nachträglich möglich gewordene Inspektion zweier Abgüsse eocäner Primaten: *Adapis parisiensis* und *Notharectus osborni*, bestätigt diese Ansicht.

Bewältigung der Nahrung. Bei den recenten **Lemuridae** und **Lorisidae** ist das Kiefergelenk ebenfalls noch sehr einfach gestaltet, doch zeigen sich hier im Bereich der Gelenkpfanne und des Gelenkkopfes bereits die ersten Anzeichen einer Differenzierung in Richtung zum dritten Typus, verbunden mit einer entsprechenden Umgestaltung der Bezahnung und des Unterkieferbaues. Die Hauptkennzeichen sind die Ausbildung einer *Facies präglenoidalis*, die innen von einer ventral abgebogenen *Pars entoglenoidea* begrenzt wird, und eine Stellungsänderung der Gelenkfläche des Gelenkkopfes von rückwärts nach oben in sagittal-vertikaler Richtung, zu der eine Flächendifferenzierung in transversal-vertikaler Richtung hinzutritt (lange laterale; kurze, nach ventral-medial abgebogene, mediale Gelenkfacette). Unterschiedlich im Ausmaß (Reihe: Lemur — Lepilemur — Hapalemur) ist hier, gegenüber den Tupaiidae, mit einer Funktionserweiterung zu rechnen, die vor allem im Dienste der Nahrungsverarbeitung im Backenzahnbereich steht. In morphologischem und funktionellem Sinne stellen die Lemuridae und Lorisidae ein Übergangsstadium zwischen dem ersten und dritten Funktionstypus dar.

Demgegenüber ist **Daubentonia** in der Nahrungserfassung und -verarbeitung hoch, aber einseitig spezialisiert. Die sagittal gerichtete, rinnenförmige Gelenkpfanne, die weder vorne noch hinten begrenzt wird, bietet dem schlittenförmigen (längsovalen) Condylus eine ideale Bewegungsbahn für schnell wechselnde Vor- und Rückschubbewegungen der Mandibula beim Nagegeschäft (zweiter Gelenktypus). Dabei ist es bemerkenswert, daß die konstruktive Lösung dieser Aufgabe offenbar weniger durch eine morphologische Differenzierung der Kaumuskulatur, sondern durch eine Verlagerung der Muskelansatzpunkte, durch eine konstruktive Änderung des knöchernen Gesichtsschädels, erreicht wurde.

Bei allen übrigen Primaten (**Megaladapis**, **Indriidae**, **Tarsius** und **Simiae**) erlaubt das Kiefergelenk im Erwachsenenalter dem Unterkiefer Exkursionen in allen drei Richtungen des Raumes (dritter Gelenktypus). Die wichtigste Neuerwerbung (die bei den recenten Lemuridae und Lorisidae erst angedeutet war) ist die Zerkleinerung der Nahrung im Backenzahnbereich durch kombinierte propalinal-transversale Bewegungen der Mandibula. Dieser Kiefergelenktypus ist universell spezialisiert. Es handelt sich um eine Elevation, denn die Spezialisierung geht mit einer echten Funktions-

erweiterung einher. Die im Sinne einer schiefen Ebene, gegenüber der Kaufläche, oral-ventral geneigte *Eminentia articularis*, die sich im vorderen Abschnitt der zuerst vorhandenen *Fossa glenoidalis* im Verlauf der Ontogenie und Phylogenie entwickelt, stellt hier die eigentliche Bewegungsbahn für den Gelenkkopf dar und ist kaufunktionell vor allem für alternierend erfolgende, sagittale Bewegungen der Condylen von Bedeutung. Der immer ausgebildete *Proc. postglenoidalis* hemmt die Exkursionen der Condylen nach hinten, ist aber vor allem auch als Drehpunkt für die am Ort verbleibende, sich bei mahelnden Kaubewegungen um eine senkrechte Achse drehende Gelenkwalze wirkungsvoll. Schließlich ist bei diesem Gelenktypus auch immer eine kräftige, ventral aufgewölbte, mediale Begrenzung (*Pars entoglenoidea*, *Processus medialis*) sichtbar, die dem bei mahelnden Kaubewegungen sich in sagittaler Richtung verschiebenden *Condylus* eine Führung gibt. Die ontogenetische Entwicklung der *Eminentia articularis* und der medialen Begrenzung der Gelenkpfanne sowie die Ausbildung dieser Strukturen bei den erwachsenen Tieren (Geschlechtsunterschiede!) der verschiedenen Gattungen, zeigen, im Zusammenhang mit dem übrigen Kauapparat, ihre große funktionelle Bedeutung. Grundsätzlich kann man annehmen, daß bei gleicher Bewegungsmöglichkeit der *Mandibula*, ein morphologisch und motorisch sehr differenziertes Muskelsystem weniger der Unterstützung durch die Begrenzungen (*Proc. postglenoidalis*, *Pars entoglenoidea*) bedarf. Auch Fragen der absoluten Größe des Kauapparates spielen hier eine Rolle.

Während bei den *Tupaïidae* und einem Teil der *Lemuridae* der walzenförmige Gelenkkopf jede Unterteilung seiner Gelenkfläche vermissen läßt und in seiner Gesamtheit nach rückwärts blickt, findet man bei *Megaladapis*, den *Indriidae*, *Tarsius* und den *Simiae* eine Flächendifferenzierung, die unmittelbar mit der Ausbildung der Gelenkpfanne und der Bewegungsfunktion der *Mandibula* zusammenhängt. Eine vordere, nach oben gegen die *Eminentia articularis* gerichtete, flächenhafte Gelenkfacette ist in transversaler Richtung entweder konvex oder in zwei gegeneinander gewinkelte Articulationsflächen unterteilt, deren mediale in funktioneller Beziehung zur ventral aufgewölbten *Pars entoglenoidea* steht. Dieser Gelenktypus wird von einer eng stehenden, flächenhaften Backenzahnreihe und einem gegenüber dem Unterkieferkörper aufgerichteten *Ramus ascendens* begleitet, der relativ hoch und durch einen rundlichen, flächenhaften *Angulus mandibulae* gekennzeichnet

ist. Das Kiefergelenk liegt hier, entgegen den Verhältnissen beim ersten und zweiten Typus, relativ hoch über der Kaufläche. Die ontogenetische Entwicklung bei den einzelnen Gattungen zeigt, daß die Ausbildung der Eminentia articularis mit der Aufrichtung des Unterkieferastes und einer Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber der Zahnreihe einhergeht.

In allen diesen Merkmalen und Konstruktionsprinzipien unterscheidet sich der recente **Mensch** nicht kennzeichnend von den Großaffen. Weder das Tuberculum articulare noch die Ausbildung des Proc. postglenoidalis sind beim Menschen irgendwie sonderheitliche Merkmale. Aus dem Rahmen der übrigen Primaten sondert sich der Mensch aber durch die Stellung der Pars tympanica zur Pars glenoidea ab, die mit zunehmendem Alter in sagittal-vertikaler Richtung immer mehr gegeneinander gewinkelt werden. Es ist dies eine direkte Folge der von der Geburt an zunehmenden Abknickung zwischen Basisoccipitale und Basisphenoid, während bei allen übrigen Simiae eine in kindlichen Stadien deutliche Schädelbasiskyphose, verschieden im Ausmaß bei den einzelnen Individuen und Gattungen, mit steigendem Alter eine zunehmende Streckung erfährt. Ohne Zweifel ist für diese sonderheitliche Entwicklung der Basis beim recenten Menschen die ontogenetische Spezialisierung des Neurocraniums verantwortlich zu machen, die somit die wesentlichste Ursache für die Formveränderung der menschlichen Regio temporomandibularis, vor allem für die große Tiefe der „Gelenkgrube“ bildet.

Die Umformung des Kiefergelenkes im Verlauf der menschlichen Stammesgeschichte wurde durch eine Reihe fossiler Hominoidea erläutert. Hier zeigt sich der Einfluß der Reduktion des Kauapparates auf die Flächendimensionen des Kiefergelenkes, andererseits aber auch die Bedeutung der Entfaltung des Neurocraniums auf die Stellung von Pars tympanica zu Pars glenoidea in sagittal-vertikaler und transversal-vertikaler Richtung. Bei Kenntnis der menschlichen und pongiden Variabilität im Bereich der lateralen Schädelbasis wird man bei den **Australopitheciden** von einem typisch menschlichen Verhalten nicht sprechen dürfen, vielmehr erkennt man auch im Bereich des Kiefergelenkes ein morphologisches Stadium, das zwischen dem recenten Menschen einerseits und den Großaffen andererseits steht. Das morphologische Bild des Kiefergelenkes der südafrikanischen Funde gewinnt an Verständnis, wenn man

gleichzeitig die evolutiven Tendenzen von Neurocranium und Splanchnocranium mit in die Analyse einbezieht, wie es oben geschehen ist. Diese Verhältnisse hat man auch bei der **Pithecanthropusgruppe** und den **Neanderthalfunden** zu beachten, die in der Gelenkgestaltung schon viel mehr dem recenten Menschen gleichen.

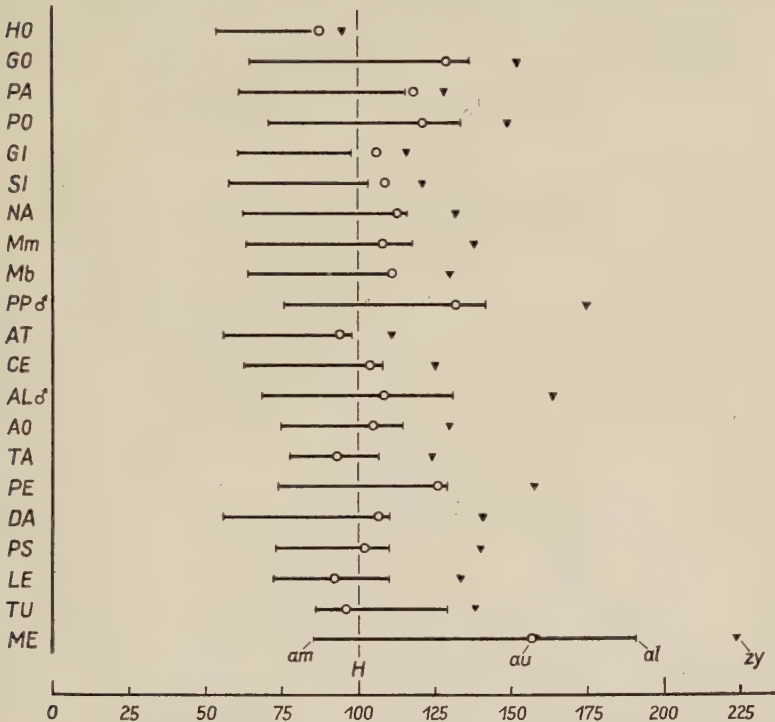


Fig. 6. Die Breite und transversale Lage des Kiefergelenkes gegenüber dem Hirnschädel bei erwachsenen Primaten.

(Dabei wurde die Strecke Basion—Euryon = 100 % angenommen).

Erläuterung der Zeichen:

HO = Homo rec. (♂, ♀)
 GO = Gorilla (♂, ♀)
 PA = Pan (♂, ♀)
 PO = Pongo (♂, ♀)
 GI = Hylobates (♂, ♀)
 SI = Symphalangus (♂, ♀)
 NA = Nasalis (♂, ♀)
 Mm = Macaca mulatta (♂, ♀)
 Mp = Macaca philippinensis (♂, ♀)
 PP = Papio sphinx (♂)
 AT = Ateles (♂, ♀)
 CE = Cebus (♂, ♀)
 AL = Alouatta (♂)

AO = Aotes (unbestimmt)
 TA = Tarsius (unbestimmt)
 PE = Perodicticus (unbestimmt)
 DA = Daubentonia (unbestimmt)
 PS = Propithecus (unbestimmt)
 LE = Lemur (unbestimmt)
 TU = Tupaia (unbestimmt)
 ME = Megaladapis
 al = lateraler Rand der Gelenkpfanne
 am = medialer Rand der Gelenkpfanne
 au = Auriculare (Schädelbasisbreite)
 H = Euryon (Hirnschädelbreite)
 zy = Zygion (Jochbogenbreite)

Die Lage des Kiefergelenkes¹ verändert sich bei den Primaten im Verlauf der Ontogenie in den drei Ebenen des Raumes in verschiedenem Ausmaß. Immer ist die Lage in frühontogenetischen Stadien einheitlicher wie bei Erwachsenen, vor allem weil die Spezialisierung des Kauapparates erst anzulaufen beginnt. Eine getrennte Analyse der Lage der Fossa glenoidalis gegenüber dem Hirnschädel, der Schädelbasis im Besonderen und gegenüber dem Gesichtsschädel klärte gemeinsame Entwicklungstendenzen, sowie gattungs- bzw. geschlechtsbedingte Spezialisierungen.

a) Die Lage in transversaler Richtung (s. Fig. 2, 4 A und 6):

Ausnahmslos erfolgt bei allen Primaten im Verlauf der Ontogenie, im Zusammenhang mit einer Verbreiterung, eine Verlagerung der Gelenkpfanne gegenüber dem Hirnschädel nach außen. Infolge der engen Beziehungen zum Kauapparat (Jochbogenbreite), überragt die Gelenkfläche an der Basis die seitliche Hirnschädelwand um so mehr, je ausgesprochener die Relation Neurocranium/Splanchnocranium im Verlauf der Ontogenie zugunsten des Letzteren verschoben wird. Ein Geschlechtsunterschied in der transversalen Gelenklage (gegenüber dem Hirnschädel) ist daher auch um so deutlicher, je ausgeprägter ein Geschlechtsdimorphismus bezüglich des Kauapparates auftritt (s. Fig. 2 und 6, Gorilla, Pongo, Papio sphinx, Cebus, Alouatta). Infolge des auch im Erwachsenenalter relativ großen Hirnschädels liegt vor allem bei Homo, aber auch bei Hylobates und Ateles, der laterale Rand der Gelenkpfanne innerhalb der größten Hirnschädelbreite, wie es in frühontogenetischen Stadien bei allen Primaten der Fall ist. Ein entgegengesetztes Verhalten zeigen besonders deutlich Gorilla, Pongo, der männl. Papio sphinx, Alouatta, Tupaia und ganz ausgeprägt Megaladapis.

Ein ontogenetischer und phylogenetischer Vergleich der medialen und lateralen Begrenzung der Gelenkpfanne ergibt, daß der mediale Rand seine Lage gegenüber dem Hirnschädel konstanter beibehält wie der laterale, daß sich also eine Verbreiterung der Gelenkpfanne vor allem nach außen auswirkt. Bezüglich der medialen Begrenzung findet man eine wesentliche Verlagerung nach außen vor allem in den Fällen, wo eine sehr extreme Divergenz zwischen Hirnschädelgröße

¹ Auf die Untersuchungen von v. Haußen (1931) wird nicht eingegangen, da dieser Autor die Kiefergelenklage nach anderen Gesichtspunkten beurteilte.

und Kauapparat besteht (s. *Papio sphinx*, *Megaladapis*). Außerdem wird aber eine Verlagerung des medialen Randes auch durch eine relativ große *Bulla ossea* bedingt (s. *Aotes* und die *Prosimiae* mit Ausnahme von *Daubentonia*).

Untersucht man die Position des lateralen Randes der Gelenkpfanne gegenüber der eigentlichen Schädelbasisbreite (au—au), so

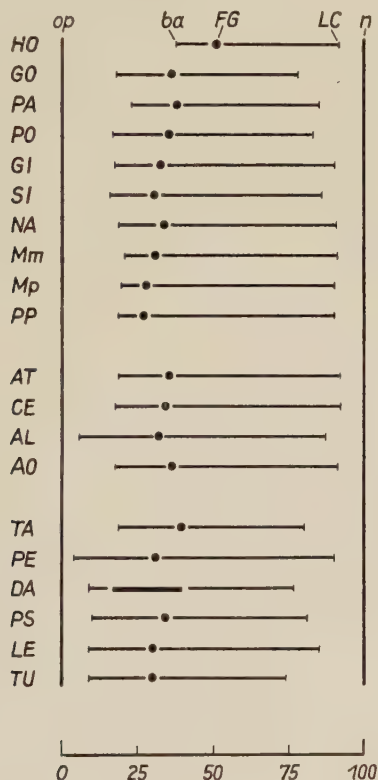


Fig. 7. Die sagittale Lage des Kiefergelenkes (Fixpunkt: ti.d. Fossa glenoidalis) gegenüber der Opisthocranion-Nasion- bzw. Basion-Nasion-Länge bei den erwachsenen Primaten

(Dabei wurde die Opisthocranion-Nasion-Länge = 100 % angenommen. Bei Einstellung der Schädel auf die ba-n-Ebene [Sagittalschnitte] wurden senkrecht dazu die unten genannten Punkte bestimmt und die sagittalen Abstände relativ zur op-n-Länge eingezeichnet. Bei *Daubentonia* wo eine eigentliche Fossa glenoidalis fehlt, wurde die ganze Gelenkpfanne [ap—aa] eingetragen. Geschlechtsunterschiede sind bei dieser Darstellung nicht berücksichtigt.)

Erläuterung der Zeichen:

Für die Benennung der Gattungen siehe Fig. 6

ba = Basion

n = Nasion

op = Opisthocranion

FG = Fossa glenoidalis

LC = Vorderrand der Lamina cribrosa

sind jetzt die Geschlechtsunterschiede bei Erwachsenen viel weniger markant. Bei der Besprechung der Hominoidea wurde erläutert, daß die ontogenetische Verbreiterung des horizontalen Abschnittes der Pars squamosa nicht auf die eigentliche Gelenkfläche beschränkt ist, sondern sich auch in Höhe des Gehörganges auswirkt und daß beide (Pars glenoidea und Superficies meatus) Beziehungen zur jeweiligen Jochbogenbreite haben. Ein Vergleich aller Primaten ergibt, daß vor allem innerhalb der Gattungen eine generelle Beziehung der Gelenkbreite und Biauricularbreite zur Jochbogenbreite besteht (ontogenetische Entwicklung und Geschlechtsunterschiede), daß aber von Gattung zu Gattung diese Beziehungen weniger eng sind.

Abgesehen von einer übergeordneten Beziehung zur absoluten Breite des Hirnschädels ist also die transversale Lage der Gelenkpfannen von der Entwicklung des Kauapparates (Jochbogenbreite) abhängig. Bei sehr kleinen Tieren (kleinere Platyrrhinen und Prosimier) wird durch die relative Größenkonstanz der Paukenblasen das Kiefergelenk aus räumlichen Gründen weiter nach außen verwiesen.

b) Die Lage in sagittaler Richtung (s. Fig. 3, 4 B und 7):

Um die Zeit der Geburt liegt das Kiefergelenk aller Simiae (und wahrscheinlich auch der Prosimiae) infolge der relativen Größe des Hirnschädels, in sagittaler Richtung weitgehend zentral unter diesem (s. Abb. 2, 8 und 10). Erst mit zunehmendem Alter erfolgt eine Verlagerung der Gelenkpfanne nach hinten, wobei ein charakteristischer Unterschied, allerdings rein quantitativer Natur, zwischen dem Menschen und den übrigen Primaten besteht. Nur bei Homo findet man, ursächlich durch die ontogenetische Spezialisierung des Neurocraniums bedingt, das Kiefergelenk auch im Erwachsenenalter in ähnlich zentraler Lage gegenüber dem Hirnschädel, wie in frühontogenetischen Stadien (s. Fig. 3 und 7). Bei allen übrigen untersuchten Primaten verlagert sich die Fossa glenoidalis mit zunehmendem Alter in aboraler Richtung in das hintere Drittel des Hirnschädels, wobei sich aber sowohl individuelle wie gattungsmäßige Unterschiede im Ausmaß der Verschiebung zeigen. Extrem aboral ist die Fossa glenoidalis im Erwachsenenalter unter den nichtmenschlichen Primaten bei *Macaca philippinensis* und *Papio sphinx* anzutreffen, während umgekehrt für *Tarsius* eine orale Position bemerkenswert ist (s. Fig. 7).

Beurteilt man die Kiefergelenkslage gegenüber der sog. Schädelbasislänge (ba-n), so heben sich die Cercopithecinae durch ein besonders stark dem Basion genähertes Gelenk hervor, während es andererseits bei *Alouatta* und *Perodicticus* besonders weit davon entfernt ist. Um das Charakteristische herauszustreichen, muß man die Lage der Fossa glenoidalis gegenüber der medialen Schädelbasis, vor allem gegenüber der Sella turcica, im Auge behalten (s. Abb. 1 bis 11). Man findet, daß in frühonogenetischen Stadien die Gelenkpfanne in unmittelbarer Nähe der Sella gelegen ist, daß aber mit steigendem Alter, bei allen daraufhin untersuchten Primaten, die Fossa glenoidalis etwas in aboraler Richtung von der Sella verlagert wird. Diese Verschiebung variiert individuell, doch ist sie durchschnittlich bei den Cercopithecinae besonders groß, wodurch die Gelenkpfanne im Erwachsenenalter nicht nur besonders dem Basion genähert ist, sondern auch gegenüber dem Hirnschädel weit nach hinten rückt. Umgekehrt zeigt ein solcher Vergleich, daß die bei *Alouatta* und *Perodicticus* im Erwachsenenalter relativ größere Distanz zwischen Basion und Fossa glenoidalis nicht auf eine Verschiebung des Kiefergelenkes nach vorne zurückzuführen ist, sondern daß sich bei diesen Gattungen das Basioccipitale, entsprechend einer Verlagerung des Foramen magnum nach hinten, besonders verlängert hat.

Diese Beispiele müssen genügen (im übrigen siehe die beigegebenen graphischen Darstellungen), um zu zeigen, daß bei der großen Mehrzahl der Primaten in sagittaler Richtung eine gewisse konstante Lagebeziehung der Fossa glenoidalis zur Sella turcica besteht, daß dagegen die Gelenkposition gegenüber dem Hirnschädel in seiner Gesamtheit, und zum Hinterhauptsloch im speziellen, ontogenetisch und phylogenetisch sehr unterschiedlich variieren kann.

c) Die Lage in vertikaler Richtung (s. Abb. 1 bis 11 und Tab. 23):

In vertikaler Richtung ist mit Ausnahme der Gattung *Daubentonia*, die sich, wie schon betont, unter den Primaten durch einen sonderheitlich spezialisierten Funktionstypus des Kauapparates auszeichnet, die Lage der Fossa glenoidalis gegenüber der Sella turcica erstaunlich konstant, wenn man die Schädel auf die Ebene des Pla-

num sphenoideum orientiert. Bei dieser Einstellung¹ erkennt man nicht nur die ontogenetische und phylogenetische vertikale Lagekonstanz der Fossa glenoidalis gegenüber der Sella turcica, sondern auch, daß bei der großen Mehrzahl der Gattungen die Stellung der Pars glenoidea in sagittal-vertikaler Richtung weitgehend mit der Haltung des Basisphenoid übereinstimmt, gleichgültig, welche Haltungsänderung das Basisoccipitale im Verlauf der Ontogenie bei den einzelnen Gattungen erleidet. Diese schon früh in der Entwicklung fixierte Position der Gelenkpfanne ist zweifellos von größter Bedeutung für die Haltung des Gesichtsschädels, vor allem der Zahnbogen zur Schädelbasis, weil bei einer ontogenetischen Spezialisierung des Kauapparates nach dem oben genannten dritten Funktionstypus demnach die erforderliche Überhöhung des Kiefergelenkes gegenüber der Kaufläche nur durch einen entsprechenden Umbau des Gesichtsschädels gelöst werden kann. Während im allgemeinen bei den höheren Primaten im Verlauf der Ontogenie das Gesicht vor allem auch nach ventral wächst (und damit der vertikale Abstand zwischen Sella turcica und Zahnbogen im Erwachsenenalter relativ beträchtlich ist), was natürlich einer Überhöhung der Gelenkpfanne gegenüber der Kaufläche gleichkommt, mußte offenbar bei *Megala dapis*, der sich gegenüber *Lemur* durch eine, wie man annimmt, rasch auftretende Spezialisierung des Kauapparates auszeichnet, eine andere Lösung gesucht werden, um eine ähnliche Überhöhung des Kiefergelenkes zu gewährleisten. In diesem Falle wurde, mit demselben funktionellen Ergebnis, das Gesicht gegenüber der Schädelbasis eleviert. Ähnliche Verhältnisse bei *Alouatta*, in vielen Fällen von *Pongo*, seltener bei *Gorilla*, führen zu dem Schluß, daß, wenn auch weniger ausgeprägt wie bei *Megala dapis* und hier nur auf die Zahnbogen bzw. den Alveolarteil beschränkt, der vertikale Abstand des Gaumens von der Sella turcica nicht so unmittelbar den besonderen kaufunktionellen Gegebenheiten angepaßt werden kann und hier dann eine entsprechende Einstellung der Zahnbogen im Sinne einer Elevation gegenüber dem Basisphenoid mithilft, die kaufunktionellen Bedingungen zu schaffen. Der insgesamt lemurenhafte Bauplan des Schädels von *Megala dapis*, aber gegenüber diesen gekennzeichnet

¹ Diese Orientierung der Schädel, bei der die Planum-sphenoideum-Ebene durch den ventralsten Punkt der Sella turcica gezogen wird, wurde erst nach Abschluß dieser Analyse, im Zusammenhang mit einer weiteren Arbeit über die Schädelgestaltung durchgehend angewandt, und es kann daher auf keine der beigegebenen Abbildungen verwiesen werden.

durch eine hohe Spezialisierung des Kauapparates, ist ein anschauliches Beispiel für die engen Beziehungen zwischen Form und Funktion. Ohne Zweifel ist die Spezialisierung der Kaufunktion für die Schädelgestaltung von ähnlich großer Bedeutung wie die Entfaltung des Neurocraniums im Verlauf der Phylogenie. Dabei ist hervorzuheben, daß Gehirn und Freißapparat in ihrer Entwicklung weitgehend voneinander unabhängig sind und daß gerade solche Gattungen mit sehr einseitiger Spezialisierung des einen oder des anderen Abschnittes, besonders aufschlußreich sind.

Bei einer Einstellung der Schädel auf die Planum-sphenoideum-Ebene läßt sich die Haltung zwischen Basioccipitale und Basisphenoid einerseits und die zwischen Basisphenoid und Gaumen bzw. Zahnbogen andererseits besonders anschaulich darstellen. Diese Schädelleinstellung zeigt auch deutlich, daß ein gegenüber der pharyngealen Fläche des Basioccipitale (Orientierungsebene nach Hofer, 1952 und Starck, 1953) deklinierter Gesichtsschädel auf den verschiedensten Ursachen beruhen kann, so z. B. beim erwachsenen Menschen hervorgerufen durch die ausgeprägte Knickung zwischen BO und BS, bei nahezu paralleler Einstellung des Gaumens bzw. der Kaufläche zum Planum sphenoideum, während beim erwachsenen Mandrill vor allem die starke Deklination des Gesichtsschädels gegenüber dem Planum sphenoideum zur Auswirkung kommt; eine Deklination, die vom Zeitpunkt des Milchgebisses an, im Zusammenhang mit der Spezialisierung des Dauergebisses noch deutlich zunimmt, während, entgegengesetzt wie beim Menschen, die Knickung zwischen Basioccipitale und Basisphenoid mit steigendem Alter flacher wird, ohne allerdings ganz zu verschwinden.

Schließlich sei noch hervorgehoben, daß sich, entgegen dem Eindruck am mazerierten Schädel, die vertikale Lage der Fossa glenoidalis gegenüber der Sella turcica beim Menschen nicht von der der Pongiden unterscheidet, sondern daß dieser Eindruck beim Menschen durch das (bei Einstellung auf das Planum sphenoideum) mehr oder weniger frontal gestellte Tympanicum, entsprechend einer der Vertikalen angenäherten Haltung des Basioccipitale hervorgerufen wird. Vergleichend-anatomischer gibt sich kein Anhalt für die Ansicht, das Kiefergelenk sei beim Menschen durch den Kaumuskelzug gleichsam in den Hirnschädel „hineingedrängt“ worden. Sehr viel wahrscheinlicher ist die Annahme, daß sich diese besonderen Verhältnisse der menschlichen Schädelbasis infolge der sonderheitlichen Spezialisierung des menschlichen Neurocraniums entwickelt haben.

E Literaturverzeichnis

- Ashton, E. H., and Zuckerman, S.: The mastoid process in the chimpanzee and gorilla. *Amer. J. Phys. Anthropol.* n. s. **10** (1952) 145–153. — Ashton, E. H., and Zuckerman, S.: The anatomy of the articular fossa (Fossa mandibularis) in man and apes. *Amer. J. Phys. Anthropol.* n. s. **12** (1954) 29–50. — Ayer, A. A.: The Anatomy of *Semnopithecus entellus*. Indian Pbl. House LTD No. 14, Sunkurama, Chetty Str., Madras 1 (1948). — Beattie, J.: The anatomy of the common marmoset (*Hapale jacchus* Kuhl) *Proc. Zool. Soc.* **3** (1927) 539–718. — van Bemmelen: *Zit. n. Weber.* — Biegert, J.: Der Formwandel des Primatenschädels als Ausdruck räumlicher und mechanisch-statischer Spezialisierungen der Kopforgane (im Druck). — Black, D.: On an adolescent skull of *Sinanthropus pekinensis* in comparison with an adult skull of the same species and with other hominid skulls, recent and fossil. *Palaeontol. Sin. Ser. D*, **7**, Fasc. 2 (1931) 1–144. — Bluntschli, H.: Die menschlichen Kieferwerkzeuge in verschiedenen Alterszuständen. *Verh. Anat. Ges. Jena, Erg. H. Anat. Anz.* **61** (1926) 163–176. — Bluntschli, H.: Die Kaumuskulatur des Orang-utan und ihre Bedeutung für die Formung des Schädels, I. Teil: Das morphologische Verhalten. *Morph. Jb.* **63** (1929 a) 531–606. — Bluntschli, H.: Die Kaumuskulatur der Menschenaffen (nach Untersuchungen am Orang). *Verh. Anat. Ges.*, 38. Vers. Tübingen (1929b) 199–208. — Bluntschli, H.: Das Kiefergelenk und seine Beziehungen zu den Kopfbewegungen. *Misch. Fortschr. d. Zahnheilk.* **6** (1930) 1–14. — Bluntschli, H.: Die Kaumuskulatur eines neugeborenen Orang-utan. *Vierteljahr. f. Zahnheilk., Sonderh.* 1931 (1931) 10–21. — Bluntschli, H., und Schreiber, H.: Über die Kaumuskulatur. *Misch. Fortschr. d. Zahnheilk.* **5** (1929) 1–32. — Boyer, E. L.: The cranio-mandibular musculature of the Orang-utan, *Simiasatyros*. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **24** (1938/39) 417–426. — Braus, H.: *Anatomie des Menschen*. 1. Bd., Springer, Berlin (1921). — Broom, R., and Schepers, G. W. H.: The South African Fossil Ape-Men, the *Australopithecinae*. *Transv. Mus. Mem.*, No. 2, Pretoria (1946). — Broom, R., Robinson, J. T., and Schepers, G. W. H.: Sterkfontein Ape-Man *Plesianthropus*. *Transv. Mus. Mem.*, No. 4, Pretoria (1951). — Broom, R., and Robinson, J. T.: Swartkrans Ape-Man *Paranthropus crassidens*. *Transv. Mus. Mem.*, No. 6, Pretoria (1952). — Bürkner (1878) *zit. n. Möller-Holst.* — Clark, W. E. Le Gros: Early forerunners of Man. *Ballière, Tindall a. Cox*, London (1934). — Clark, W. E. Le Gros: Observation on the anatomy of the fossil australopithecinae. *Yearb. Phys. Anthropol.* (1947) 143–177. — Clark, W. E. Le Gros: New palaeontological evidence bearing on the evolution of the hominoidea. *Yearb. Phys. Anthropol.* (1949). — Clark, W. E. Le Gros: History of Primates. *Brit. Mus.*, 2. ed., London (1950). — Clark, W. E. Le Gros: Hominid characters of the australopithecine dentition. *J. Roy. Anthropol. Inst.* **80** (1952) 37–54. — Clark, W. E. Le Gros: The fossil evidence for Human Evolution. *Univ. of Chicago Press* (1955). — Delattre, A.: Du crane animal au crane humain. *Masson Cie.*, Paris (1951). — Duvernoy, G. L.: Des Caractères anatomiques des grands singes, pseudo-anthropomorphes. *Arch. du Mus.*, Paris **8** (1853). — Ehgartner, W.: Fossile Menschenaffen aus Südafrika. *Mitt. Anthropol. Ges. Wien* **80** (1950) 157–212. — Fearnhead, R. W.,

Shute, C. C. D. and Bellairs, A. d'A.: The temporo-mandibular joint of shrews. *Proc. Zool. Soc. London* **125** (1955) 795–806. — Fiedler, W.: Die Kaumuskulatur der Insectivoren. *Acta anat.* **18** (1953) 101–175. — Fiedler, W.: Übersicht über das System der Primates aus: *Primatologia, Handbuch d. Primatenkunde*, herausgeg. von H. Hofer, A. H. Schulz und D. Starck. Karger, Basel (1956) 1–266. — Freisfeld, H.: Über die Kaumuskulatur des menschlichen Neugeborenen. *Vierteljschr. f. Zahnheilk.* **4** (1927) 552–582. — Gieseler, W.: Die Fossilgeschichte des Menschen, aus: *Die Evolution der Organismen*, herausgeg. v. Heberer, G., G. Fischer, Jena (1943) 615–706. — Gieseler, W., Oppenheim, S., und Remane, A.: Methoden zur Untersuchung der Morphologie der Primaten. *Handb. d. Biolog. Arbeitsmethod.*, Abt. 7, **3** (1927) 532–682. — Görke, O.: Beitrag zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei Anthropomorphem und Menschen durch Untersuchungen mit Röntgenstrahlen. *Arch. f. Anthropol.* **29** n. F. 1 (1904) 91–108. — Grandidier, A., et Edwards M. A.: *Histoire naturelle des mammifères*, aus: *Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar*. Paris (1875–1897). — Gregory, W. K.: *Evolution emerging*. 1. ed., Vol. 1 u. 2, Macmillan Co., N. Y. (1951). — von Haußen, H. O.: Über die relative Lage des Kiefergelenkes am Schädel der Primaten. *Z. Morph. Anthropol.* **24** (1931) 465–497. — Heberer, G.: Die Fortschritte in der Erforschung der Phylogenie der Hominoidea. *Erg. Anat. Entw. gesch.* **34** (2. Aufl.) (1952) 499–637. — Hershkovitz, Ph.: *Mammals of northern Colombia*. *Smiths. Inst. Wash.*, *Proc. U. S. Nat. Mus.* **98** (1949) 323–427. — Hill, W. C. O.: *Primates, I. Strepsirhini*. Univ. Press, Edinburgh (1953). Hill, W. C. O.: *Primates, II. Haplorhini, Tarsiodea*. Univ. Press, Edinburgh (1955). — Hofer, H.: Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel, mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. *Verh. Anat. Ges.*, 50. Vers., Marburg/L. (1952) 102–113. — Hofer, H.: Über Gehirn und Schädel von *Megaladapis edwardsi* G. Grandidier (Lemuroidea), nebst Bemerkungen über einige airorhynche Säugerschädel und die Stirnhöhlenfrage. *Z. wiss. Zool.* **157** H. 3/4 (1953) 220–284. — Hofer, H.: Beobachtungen am Hirnrelief der Außenfläche des Schädels, am Endokranium und der Hirnform des südamerikanischen Nachtaffen (Aotes, Ceboidea). *Ber. Oberhess. Ges. Nat.- u. Heilk.*, Gießen, N. F., *Nat. wiss. Abt.* **27** (1954) 90–110. — Hofer, H.: Die cranio-cerebrale Topographie bei den Affen und ihre Bedeutung für die menschliche Schädelform. *Homo* **5** (1955) 52–72. — Howell, A. B., and Straus jr., W. L.: The muscular system, in: *Anatomy of the Rhesus monkey (Macaca mulatta)*. Williams and Wilkins Co., Baltimore (1933) 89–175. — Hrdlicka, A.: Lower jaw: double condyles. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **28** (1941) 75–86. — Humphreys, H.: Age changes in temporo-mandibular joint and their importance in orthodontics. *Int. J. Orthodont.* **18** (1932) 809–815. — Kälén, J.: Über *Paranthropus robustus*. *Arch. Jul. Klaus Stift.* **24** (1949) 162–187. — Kälén, J.: Zur Systematik und evolutiven Deutung der höheren Primaten. *Experientia* **11** (1955) 1–17. — van Kampen, P. N.: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morph. Jb.* **34** (1905) 321–709. — Keilson, S.: Anatomische und topographische Untersuchungen über den Condylus mandibulae und den Meatus acusticus externus. *Diss. Berlin* (1904). — Kieffer, J.: Beiträge zur Kenntnis der Veränderungen am Kiefergelenk, Unterkiefer des

Menschen durch Alter und Zahnverlust. *Z. Morph. Anthropol.* **11** (1907/08) 1–82. — Klaatsch, H.: Über die Occipitalia und Temporalia der Schädel von Spy, verglichen mit denen von Krapina. *Z. f. Ethnolog.* **34** (1902) 392 bis 406. — van der Klaauw, C. J.: The auditory bulla in some fossil mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist* **62** (1931) 1–352. — Klatsky, M. and Fisher, R. L.: The human masticatory apparatus. *Dental Items of Interest Publ. Co., Brooklyn, N. Y.* (1953). — von Keenigswald, G. H. R.: Neue Pithecanthropusfunde 1936–1938. *Wetenschap. Meded.* **28**, 1–232, Landsdr. Batavia (1940). — Korn, W. u. Riethe, P.: Die verschiedenen Typen des Sulcus mylohyoideus bei Mensch und Anthropoiden. *Beitr. z. Anthropolog.*, **H. 4**, 81–93, Verl. f. Kunst u. Wiss., B-Baden (1955). — Kummer, B.: Zur Entstehung der menschlichen Schädelbasisform (ein Beitrag zum Fetalisationsproblem). *Verh. Anat. Ges.* **49. Vers.**, Heidelberg (1951) 140–145. — Kummer, B.: Untersuchungen über die Entstehung der Schädelbasisform bei Mensch und Primaten. *Verh. Anat. Ges.*, **50. Vers.**, Marburg/L. (1952 a) 122–126. — Kummer, B.: Untersuchungen über die ontogenetische Entwicklung des menschlichen Schädelbasiswinkels. *Z. Morph. Anthropol.* **43** (1952 b) 331–360. — Lebedinsky, N. G.: Über die funktionelle Bedeutung der verschiedenen Höhe des Ramus ascendens mandibulae bzw. des Kiefergelenkes bei Säugetieren. *Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich* **83**, No. 30 (1938) 217–224. — Leche, W.: Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. *Zool. Jb., Suppl.* **15**, **2** (1912) 1–100. — Lubosch, W.: Über den Meniscus im Kiefergelenk des Menschen. *Anat. Anz.* **29** (1906 a) 417–430. — Lubosch, W.: Über Variationen am Tuberculum articulare des Kiefergelenkes des Menschen und ihre morphologische Bedeutung. *Morph. Jb.* **35** (1906 b) 322–353. — Lubosch, W.: Universelle und spezialisierte Kaugewebungen bei Säugetieren. *Biol. Centralbl.* **27** (1907) 613–624, 652–665. — Martin, R.: Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung. 2. Aufl., G. Fischer, Jena (1928). — Möller-Holst, G.: Der äußere knöcherne Gehörgang südamerikanischer Schädel. *Ergebnisse einer Forschungsreise nach Chile-Bolivien. Z. Morph. Anthropol.* **31** (1932) 63–122. — Mollison, Th.: Die Bedingungen zur Bildung von Knochenkämmen am Schädel der Primaten; *Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., Abt. B* (1919) 1–9. — Mollison, Th.: Spezielle Methoden anthropologischer Messung. *Handb. d. Biolog. Arbeitsmeth.*, Abt. 7, **2** (1938) 523–682. — Pankow, G.: Untersuchungen über die Schädelbasisknickung beim Menschen. *Z. Vererb. Konst. L.* **29** (1948) 69–139. — Peters, W.: Über die Säugethier-Gattung *Chiromys* (Aye-Aye). *Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. (phys. Kl.)* Berlin (1865) 79–100. — Polak, C.: Die Anatomie des Genus *Colobus*. *Verh. Koninkl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, **2. Sect.**, **14**, Nr. 2 (1908) 1–247. — Rasche, W.: Beiträge zur Anthropologie des Unterkiefers. *Diss. Zürich* (1913). — Raven, H. C., and Hill, J. E.: Regional anatomy of the gorilla, in: *The Anatomy of the Gorilla*. H. C. Raven Mem. Vol., Columbia Univ. Press, N. Y. (1950) 15–188. — Rehm, H.: Die Bedeutung des Kiefergelenkes bei prothetischen Maßnahmen und seine Berücksichtigung. *Zahnärztl. Welt, Konstanz* (1947). — Remane, A.: Methodische Probleme der Hominiden-Phylogenie II. *Z. Morph. Anthropol.* **46** (1954) 225–268. — Sarasin, F.: Anatomie der Neu-Kaledonier und Loyalty-Insulaner.

Nova Caledonia, Kreidel, Wiesbaden (1922). — Schröder, H.: Lehrbuch der technischen Zahnheilkunde. Bd. 1, L. 1 u. 2, Meußner, Berlin (1927). — Schultz, A. H.: Anthropologische Untersuchungen an der Schädelbasis. Diss. Zürich (1917). — Schultz, A. H.: Fetuses of the Guiana howling monkey. *Zoologica*, N. Y. Zool. Soc. **3** (1921) 243–262. — Schultz, A. H.: Observations on colobus fetuses. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **49** (1924) 443–475. — Schultz, A. H.: Studies on the variability of platyrrhine monkeys. *J. Mammal.* **7** (1926) 286–305. — Schultz, A. H.: Studies on growth of Gorilla and of other higher Primates with special reference to a fetus gorilla, preserved in the Carnegie Museum. *Mem. Carneg. Mus.* **11** (1927) 1–87. — Schultz, A. H.: Observations on the growth, classification and evolutionary specializations of gibbons and siamangs. *Hum. Biol.* **5** (1933 a) 212–255, 385 bis 428. — Schultz, A. H.: Chimpanzee fetuses. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **18** (1933 b) 61–79. — Schultz, A. H.: Fetal growth and development of the Rhesus monkey. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **479**, *Contr. to Embryol.* **26** (1937) 71–97. — Schultz, A. H.: Growth and development of the chimpanzee. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **518**, *Contr. to Embryol.* **28** (1940) 1–63. — Schultz, A. H.: Growth and development of the orang-utan. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **525**, *Contr. to Embryol.* **29** (1941 a) 57–110. — Schultz, A. H.: The relative size of the cranial capacity in primates. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **28** (1941 b) 273–287. — Schultz, A. H.: Age changes and variability in gibbons. A morphological study on a population sample of a man-like ape. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, n. s. **2** (1944) 1–129. — Schultz, A. H.: Ontogenetic specializations of man. *Arch. Jul. Klaus Stift.* **24** (1949) 197–216. — Schultz, A. H.: The physical distinctions of man. *Proc. Amer. Philos. Soc.* **94** (1950 a) 428–449. — Schultz, A. H.: Morphological observations on gorilla, in: *The Anatomy of the Gorilla*. H. C. Raven Mem. Vol. Columbia Univ. Press, N. Y (1950 b) 227–248. — Schultz, A. H.: The specializations of man and his place among catarrhine primates. *Cold Spring Harbor Symp. on quant. Biol.* **15** (1950 c) 37–53. — Schultz, A. H.: Man's place among the primates. *Man.* **4** (1953 a). — Schultz, A. H.: The relative thickness of long bones and the vertebrae in primates. *Amer. J. Phys. Anthropol.* **11** (1953 b) 277–312. — Schultz, A. H.: Studien über die Wirbelzahlen und die Körperproportionen der Halbaffen. *Vierteljschr. Naturf. Ges. Zürich* **99** (1954) 39 bis 75. — Schultz, A. H.: The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in primates. *Amer. J. phys. Anthropol.* n. s. **13** 97–120. — Schultz, A. H., and Straus jr., W. L.: The number of vertebrae in primates. *Proc. Amer. Philos. Soc.* **89** (1945) 601–626. — Schwarz, R.: Veränderungen im Kiefergelenk der Neu-Kaledonier und Loyalty-Insulaner und ihre Bedeutung für die zahnärztliche Prothese und Orthodontie. *Schweiz. Mschr. Zahnheilk.* **32** (1922) 373–389. — Sicher, H.: *Oral Anatomy*. C. V. Mosby Co., St. Louis (1949). — Sicher, H.: Functional anatomy of the temporo-mandibular joint, in: *The temporo-mandibular Joint*. Thomas, Illinois (1951) 3–40. — Simpson, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **85** (1945) 1–350. — Sonntag, Ch. F.: *The Morphology and Evolution of Apes and Man*. Bale, Sons and Danielsson, London (1924). — Stadtmüller, F.: Über Mikrocephalen-Schädel und an diesen festgestellte enantioplastische

Erscheinungen. Z. Morph. Anthropol. **41** (1944—49) 209—258. — Starck, D.: Die Kaumuskulatur der Platyrrhinen. Morph. Jb. **72** (1933) 212—285. — Starck, D.: Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. Z. wiss. Zool. **157**, H. 3/4 (1953) 169—219. — Steinhardt, G.: Die Bedeutung funktioneller Einflüsse für die Entwicklung und Formung der Kiefergelenke. Dtsch. Zahn-, Mund- u. Kieferheilk. **2**, H. 11 (1935), **3**, H. 3 (1936). — Steinhardt, G.: Die anatomisch-physiologischen Verhältnisse des zahnlosen Kiefers insbesondere der Gelenke und ihre Beziehungen zur Technik der Bißabnahme und künstlichen Artikulation. Dtsch. Zahn-, Mund- u. Kieferheilk. **3**, H. 4 (1936). — Sullivan, L. R.: Variations in the glenoid fossae. Amer. Anthropol. **19** (1917) 19—23. — Sullivan, W. E.: Skeleton and joints, in: The Anatomy of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*). Williams & Wilkins Co., Baltimore (1933) 43—83. — Thenius, E.: Zur Gebiß-Analyse von *Megaladapis edwardsi* (Lemur, Mammal.). Zool. Anz. **150**, H. 11/12 (1953) 251—260. — Todd, T. W.: Facial growth and mandibular adjustment. Int. J. Orthodont. **16** (1930) 1243—1272. — Toldt, K.: Der Winkelfortsatz und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben. Sitz. Ber. K. Akad. Wiss., Wien, Math.-naturwiss. Kl. **113** (1904/05) 43—66, **114** 315—476. — Toldt, K.: Untersuchungen über die Brachycephalie der alpenländischen Bevölkerung. Mitt. Anthropol. Ges. Wien **40** (1910) 69—100, 197 bis 228. — Weber, M.: Die Säugetiere. Bd. 1 u. 2, G. Fischer, Jena (1928). — Weidenreich, F.: Die Sonderform des Menschenschädels als Anpassung an den aufrechten Gang. Z. Morph. Anthropol. **24** (1924) 157—190. — Weidenreich, F.: The brain and its rôle in the phylogenetic transformation of the human skull. Trans. Amer. Philos. Soc., New Ser. **31** (1941) 321—442. — Weidenreich, F.: The skull of *Sinanthropus pekinensis*. Palaeont. Sin., New Ser. D, **10**, whole Ser., **127**; The geolog. Surv. of China, Pehpei, Chungking (1943). — Weidenreich, F.: Morphology of Solo Man. Amer. Mus. Nat. Hist. **43** (1951) 203—290. — Vau, E.: Über den Fortbestand des Meniscus im kongruent gewordenen Kiefergelenk des Dachses (*Meles meles* L.). Anat. Anz. **83** (1936) 51—55. — Wild, H., und Bay, R.: Die Gysischen Hebelgesetze am Unterkiefer. Schweiz. Monatsschr. f. Zahnheilk. **55** (1945). — Zlabek, K.: Les types principaux du masseter des Simoidea. Bull. Mem. Soc. d'Anthropol. Sér. 8, T. 6 (1933) 93—110. — Zuckerman, S.: Correlation of change in the Evolution of higher Primates, in: Evolution as a process, ed. by Huxley, J., Hardy, E. B. and Ford, E. B., Allen and Unwin, London (1954) 300—352.

Anschrift des Verf.: Dr. med. J. Biegert, Anthropologisches Institut d. Univ.
Zürich, Sempersteig 3.

*Aus dem Anatomischen Institut der Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. W. Bargmann)*

Belastungsuntersuchungen des Oberschenkels unter der Annahme des Knickens¹

Von

K.-H. Knese

Mit 12 Abbildungen

(Eingegangen am 28. Dezember 1955)

Einleitung

In einer voraufgegangenen Veröffentlichung (Knese, 1955 b) wurden zunächst die Regeln einer Belastungsuntersuchung skizziert. Dann erfolgte eine Belastungsberechnung des Oberschenkels unter der Voraussetzung der festen Einspannung oder der Krankhypothese. Hierzu wurden die in statischen Untersuchungen (Knese, 1955 a) gemessenen Kraftwerte der Muskeln verwandt. Diese Berechnung ließ sich mathematisch durchführen. Eine Belastungsberechnung hat jedoch nur dann Wert, wenn sie den Lagerungsverhältnissen und der Form des Skeletteiles entspricht. Das Kniegelenk ist auch festigkeitstheoretisch ein Gelenk. Es ist wohl fähig, Stützreaktionen zu liefern, hat jedoch die Möglichkeit der Einstellung in verschiedenen Ebenen. Damit sind die Bedingungen einer festen Einspannung nicht erfüllt. Die Annahme einer Krankonstruktion, ausgehend von der äußeren Ähnlichkeit, ist offensichtlich unzutreffend. Aber auch die Materialverteilung entspricht nicht der einer Krankonstruktion. Das größere sagittale Biegemoment nimmt von proximal nach distal zu, um sein Maximum im Kniegelenk zu erreichen. Dementsprechend müßte die Knochenmasse ebenfalls von proximal nach distal zunehmen, damit der Oberschenkel einen Körper gleicher Festigkeit darstellt. Ein Körper gleicher Festigkeit liegt dann vor, wenn in jedem Querschnitt gerade so viel tragende Masse vorhanden ist, daß bei maximaler Belastung in allen Teilen des

¹ Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Körpers die gleiche jeweils zulässige Spannung erreicht wird. Ein Zuwenig an Masse in einem Querschnitt würde die Gefahr eines Bruches bringen. Es läge ein sog. gefährlicher Querschnitt vor. Ein Zuviel an Masse bedeutet eine zusätzliche tote Last. Der Femur stellt jedoch eine nach beiden Enden hin an Stärke abnehmende Kompaktaröhre dar, die schließlich in Spongiosa übergeht. Die Spongiosarchitektur im proximalen Femurende, die als Kronzeuge für die Kranhypothese stets angeführt wird, ist unten noch zu diskutieren.

Nach diesem negativen Resultat ergibt sich die Notwendigkeit, im Sinne einer Näherungsfunktion eine Belastungsform zu entwickeln, die den Form- und Materialeigentümlichkeiten des Femur entspricht. Dieses Vorgehen ist durchaus berechtigt und wird in veränderter Form bei Deutung biologischer oder technischer Probleme immer wieder angewandt. Jede theoretische Entwicklung ist in der Festigkeitslehre als Näherungslösung zu betrachten und steht nicht hinter sog. strengen Lösungen zurück (Föppl I, 1920, 26). Die in der Belastungsuntersuchung des Knochens vorliegende Aufgabe ist als Spannungsnachweis zu bezeichnen. Für einen gegebenen Körper ist unter einer bestimmten Belastung festzustellen, welche Spannungen auftreten. Auf diesen Spannungsnachweis wurde in der vorausgegangenen Veröffentlichung (Knese, 1955 b) verzichtet, da sowohl die Lagerung als auch die Form des Femur schon im groben Überblick nicht mit dem Rechenergebnis in Einklang zu bringen sind. Die Spannungen hängen von der Querschnittsform und der Materialeigenschaft ab (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). Der Spannungsnachweis hat das Ziel, nachzuprüfen, ob ein Körper mit genügender Sicherheit gebaut ist. Unter genügender Sicherheit wird verstanden, daß die Konstruktion nach Abmessung und Materialeigenschaft ein bestimmtes Vielfaches der maximalen Belastung zu tragen imstande ist. Der Knochen ist als annähernd sprödes Material anzusehen. Hierfür wird von der Technik ein Sicherheitsfaktor von 1,8 bis 3,0 und unter den Bedingungen des Knickens von 2,5 bis 5,0 gefordert. Die Belastungsuntersuchung muß also bei der im Femur vorhandenen Materialverteilung und den Materialeigenschaften mit den experimentell ermittelten belastenden Kräften an allen Orten des Knochens genügende Sicherheit ergeben.

Die Belastungsuntersuchung erfolgt in sechs Querschnitten, die durch die Muskelansätze bestimmt sind (vgl. Knese, 1955 (b) Abb. 1). In jedem Querschnitt werden die ansetzenden Kräfte addiert und in ihre Komponenten aufgeteilt: P_x sagittale, P_y frontale und P_z longitudinale Komponenten. Diese

Komponenten werden als eine belastende Kraft angesehen. In Abb. 2 sind die einzelnen Querschnitte und Muskelrichtungen nur durch Ziffern angegeben, und zwar bedeutet I: Kniegelenk; II: Ansatz der Adduktoren am Epicondylus tibialis (7), Komponenten — 1,4, — 2,8, — 21,5; III: Ansatz der Mm. vasti (1,2), Adduktorenansatz an der Crista femoris (8,9), Schwerpunkt des Oberschenkels (S), Komponenten 95,0, 26,6, 518,4; IV: Ansatz des M. gluteus maximus (13), Komponenten 13,1, — 20,1 — 35,2; V: Ansatz des M. iliopsoas (10/11), Komponenten 74,4, 15,8, — 60,2; VI: Ansatz der Beckenresultierenden (vgl. Knese, 1955 (a)) (RB) und der kleinen Glutaeen (12), Komponenten — 215,2, 10,2, 420,8.

Vorbemerkungen über das Knicken

Die bisherigen Untersuchungen (Knese, 1955 (b)) hatten vereinfachend angenommen, daß die Achse des Femur geradlinig sei. Dies trifft für den Femur nicht immer zu (vgl. Ried, 1928). Auch andere Knochen, z. B. der Radius, zeigen eine Krümmung, die ziemlich eindeutig in einer Ebene liegt. Die Knochen sind als schwachgekrümmte Stäbe anzusehen, da der Krümmungshalbmesser im spannungslosen Zustand weit größer ist als die Querschnittshöhe in der Biegeebene. Daher kann die Aufgabe auch so aufgefaßt werden, als ob von einem ursprünglichen geraden Stab ausgegangen würde. Ist q der Krümmungshalbmesser ohne Last und q' die Krümmung unter der Last, dann gilt: $\frac{1}{q'} - \frac{1}{q} = \frac{M}{EJ}$ (E Elastizitätsmodul, J = Trägheitsmoment des Querschnittes). Die Berücksichtigung der gekrümmten Knochenachse führt zu einer etwas anderen Art der Spannungsberechnung, da auch noch Biegemomente zu berücksichtigen sind. Grundsätzlich neue Erkenntnisse, die geeignet wären, die Form des Knochens zu verstehen, werden damit aber nicht gewonnen, so daß auf eine Spannungsberechnung nach der hierfür gültigen Grashof'schen Formel verzichtet wird.

Da die Krümmung der Knochen eine sehr wechselnde ist, muß vermutet werden, daß die verschieden gekrümmten Knochen praktisch in gleicher Weise belastet werden können. Es ist also erforderlich, nach dem Prinzip zu suchen, daß bei Belastungen die Gleichwertigkeit dieser wechselnden Krümmungen als zulässig erkennen läßt. Um dieses Prinzip aufsuchen zu können, muß eine Diskussion der Lagerungsweise von Knochen durchgeführt werden. Es ist zu fragen, inwieweit die Lagerung des Femur in zwei Gelenken, Knie- und Hüftgelenk, eine Stützung bringt und welche Belastung sich daraus ergibt. Diese Frage erscheint besonders dringend, da in den bisher durchgeführten Belastungsuntersuchungen das Hüftgelenk überhaupt nicht als Gelenk, d. h. als eine Lagerung mit Möglichkeit einer Stützreaktion, berücksichtigt wurde. Das Hüftgelenk erschien nur als der Angriffspunkt der Beckenresultierenden. Damit wird aber auf den Gelenkcharakter keine Rücksicht genommen, was unzulässig erscheint. Bereits Hagen (1909) meint, der Femurkopf

sei nicht frei schwebend, sondern geführt. Wenn auf die Lagerung in zwei Gelenken zurückgegangen wird, so ergibt sich für eine Belastungsuntersuchung eine weitere Betrachtungsmöglichkeit. Ein in zwei Gelenken gelagerter Stab, der unter einer Drucklast steht, ist auch auf Knickung zu untersuchen.

Bei der Untersuchung einer Drucklast ist die Länge des belasteten Körpers zu berücksichtigen. Eine Verlängerung eines unter einer Biegebelastung stehenden Körpers bringt zwar durch Vergrößerung des Hebelarmes eine Steigerung des Biegemomentes, grundsätzlich neue Vorgänge treten aber nicht auf. Für Drucklasten ergeben sich bei verschiedener Länge des Körpers jedoch wesentlich andere Vorgänge. Die Beziehung zwischen Querschnitt und Länge wird durch die Unterscheidung zwischen würfelförmigen und prismatischen oder zylindrischen Körpern sowie Stäben charakterisiert. Mit abnehmender Höhe des Würfels nimmt die Druckfestigkeit zu, und zwar bedingt durch die Reibung zwischen dem Probewürfel und den Druckplatten der Prüfmaschine. Diese Endflächenreibung wirkt sich nicht mehr aus, wenn die Höhe des Würfels die dreifache Länge der kleineren Grundrißseite hat. Die Prismenfestigkeit wird heute mit etwa 70 % (nach Bach 80–85 %) der Würfelfestigkeit angesetzt. Bauschinger hat für die spezifische Bruchbelastung eine empirische

Formel aufgestellt: $\sqrt{\frac{VF}{\frac{1}{4}u}} \left(\lambda + v \frac{\sqrt{F}}{h} \right)$ (h = Höhe, F = Querschnittsfläche, u = Umfang). λ und v sind Konstanten, die für jeden Stoff ermittelt werden müssen. Die Würfelfestigkeit ist die Summe beider Konstanten. Die Formel zeigt, daß bei kleinem h die Festigkeit einen großen Wert hat. Bei ziemlich großer Höhe nähert sich die Festigkeit λ an, wobei natürlich nicht bis zur Knickgefahr gesteigert werden darf. Auf eine genauere Bestimmung der „Länge“ eines Körpers wird unten noch eingegangen.

Bei den Stäben ist nun festzustellen, daß sie bei einer kritischen Last, die im Technischen unter der Streck- oder sogar Proportionalitätsgrenze liegt, plötzlich nach einer Seite hin eine gebogene Form annehmen. Bei weiterer Steigerung der Last knickt der Stab. Die Knickung ist keine eigentliche Festigkeitsaufgabe mehr, sondern eine Stabilitätserscheinung. Wird nämlich ein Stab mit einer Druckkraft, die unterhalb der kritischen Last liegt, belastet, so kann der Stab durch eine beliebige Seitenkraft ausgebogen werden. Nach Entfernen der Seitenkraft kehrt der Stab zur ursprünglichen Form zurück, es liegt eine stabile Gleichgewichtsform vor. Bei der kritischen Last behält der Stab auch nach Wegnahme der Seitenkraft die Ausbiegung bei, die dazu noch völlig unbestimmt ist. Der Stab ist im labilen Gleichgewicht. Jede kleine Störung in der Form, der Abmessung, des Kraftangriffes und der Lagerung (Gelenke) bringt als sog. „Fehlhebel“ das seitliche Ausknicken.

Die Art des Ausknickens hängt von der verschiedenen Lagerung des Stabes ab. Nach Euler werden vier Hauptknickfälle unterschieden (Abb. 1). Bei Fall 1 ist der Stab an einem Ende fest eingespannt, das andere Ende bleibt frei beweglich, so daß es unter der Belastung ausweichen kann. Im zweiten Fall sind an beiden Enden Gelenke. Diese Gelenke sollen im Idealfall Spitzenlagerungen sein, was sehr selten verwirklicht ist. Trotzdem kann damit vereinfachend gerechnet werden. Das eine Gelenk steht fest, das andere ist beweglich.

In der Technik wird überwiegend mit diesem zweiten Fall gerechnet, der auch für die Skeletteile in Frage kommt. Am Femur würde das Kniegelenk beim Stand- oder Sternnbein das feste Gelenk und das Hüftgelenk das bewegliche darstellen. Dabei ist die Beweglichkeit dieses Gelenkes durch die Bewegungen des Beckens gegeben. Die Last stellt dann die Körpermasse dar und alle jene Muskeln, die unter Überspringen des Oberschenkels Becken und Unterschenkel miteinander verbinden. Es sind die Muskeln der Gruppe II der statischen Untersuchungen (Knese, 1955 (a)). Diese zweigelenkigen Muskeln haben in der Literatur von jeher eine besondere Beachtung gefunden. Ihre Bedeutung kann natürlich einmal in der gegensinnigen Bewegung zweier Gelenke gesehen werden. Aber ebenso wichtig erscheint es, daß sie im Knickvorgang das „bewegliche“ Gelenk, nämlich das Hüftgelenk, erst ermöglichen. Allerdings sind die Muskelverhältnisse noch etwas verwickelter. Es ziehen auch Muskeln vom Becken zum Oberschenkel. Auch sie spielen im Knickvorgang eine Rolle, wie noch zu zeigen sein wird. Im Euler-Fall 3 ist das eine Ende des Stabes eingespannt, das andere mit einem Gelenk versehen, und im Fall 4 sind beide Enden eingespannt.

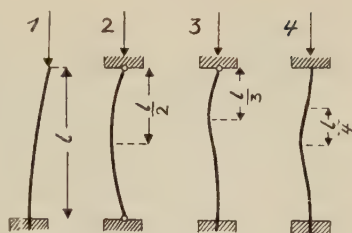


Abb. 1. Die vier Knickfälle nach Euler: 1 einseitige Einspannung, 2 beiderseits Gelenke, 3 einseitig eingespannt, auf der anderen Seite Gelenk, 4 beiderseits eingespannt

Unter der Last nimmt ein solcher Stab eine bestimmte Durchbiegung an. Die gebogene Stabform wird als die elastische Linie des Stabes unter Einwirkung des Momentes M durch die Last P und ihre Gegenkraft angesehen. Die Größe des Biegemomentes an einer beliebigen Stelle z ergibt sich dann als Produkt der Kraft und der Größe der Durchbiegung f : $M = P \cdot f$. Die Durchbiegung in den vier Euler-Fällen sind miteinander vergleichbar. Die Durchbiegung des Falles 1 auf der ganzen Stablänge l wiederholt sich im Fall 2 auf der halben Stablänge $1/2$, bei Fall 3 auf $1/3$ und Fall 4 auf $1/4$.

Nun hat Euler über die elastische Linie die sog. ideale Knicklast P_K , die für die einzelnen Fälle verschieden groß ist, berechnet:

$$1 \quad P_K = \frac{\pi^2 EJ}{4 l^2} = \frac{2,5 EJ}{l^2} \text{ kg Knicklast } 1/4 \text{ von Fall 2}$$

$$2 \quad 1/2 \quad P_K = \frac{\pi^2 EJ}{l^2} = \frac{10 EJ}{l^2} \text{ kg}$$

$$3 \quad 1/3 \quad P_K = \frac{2\pi^2 EJ}{l^2} = \frac{20 EJ}{l^2} \text{ kg Knicklast doppelt so groß als Fall 2}$$

$$4 \quad 1/4 \quad P_K = \frac{4\pi^2 EJ}{l^2} = \frac{40 EJ}{l^2} \text{ kg Knicklast viermal so groß als Fall 2}$$

Das Produkt EJ bildet ein Maß für den Widerstand, den ein Stab der Biegung, auf die die Knickung zurückgeführt wird, entgegensetzt. Es kann daher auch von der Biegesteifigkeit gesprochen werden. Dieses Produkt bildet, mit der Größe der Durchbiegung f verbunden, den Ausgangspunkt für die Berechnung des Elastizitätsmoduls E für Biegung, da sich die Durchbiegung bei Belastung in der Mitte zu $f = \frac{P l^3}{48 EJ}$ ergibt (J ist das Flächenträgheitsmoment des betrachteten Querschnittes, vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955).

Nunmehr soll der Euler-Fall 2 näher verfolgt werden. Die Gleichung der Kurve, nach der sich die Stabachse unter der Knicklast krümmt, ist $f = C_1 \sin \frac{\pi z}{l}$, wobei z die Querschnittshöhe angibt. Es ist eine Sinuslinie. Die Konstante C_1 ist die größte Ausbiegung bei $z = l/2$. Damit kann C_1 im Bereich sehr kleiner Ausbiegungen jeden beliebigen Wert annehmen, solange dieser nur sehr klein gegenüber l ist. Es gibt also unendlich viele Gleichgewichtslagen, die der ursprünglichen Geraden benachbart sind. Wie eingangs gezeigt wurde, herrscht unter dem Einfluß der kritischen Last kein stabiles Gleichgewicht mehr, sondern ein labiles. Die gefundene Art der Ausbiegung dürfte dann im einzelnen von der Natur des Fehlhebels abhängig sein. Die wiedergegebenen Tatsachen über die Knickung erscheinen geeignet, eine Reihe von anatomischen Befunden zu deuten. Die unendliche Mannigfaltigkeit in der Form des Femur, gerade, geknickte oder gebogene (Ried, 1928), könnte mit der Möglichkeit unendlich vieler Gleichgewichtslagen durchaus in Zusammenhang gebracht werden. Damit wäre bereits über die Gleichung der elastischen Linie beim Knickvorgang das Prinzip gefunden, das die Gleichwertigkeit verschiedener Krümmungen aufzeigt.

Es ergibt sich nur die Frage, unter welchen Bedingungen das Ausknicken erfolgt, worin also der Fehlhebel zu sehen ist. Weiter muß auch geprüft werden, ob für die Richtung des Ausknickens bestimmbare Voraussetzungen gegeben sind. Für die Richtung des Ausknickens sind mindestens zwei Faktoren verantwortlich zu machen. Einmal muß, wie aus der Formel für P_K ersichtlich ist, das Flächen-Trägheitsmoment eines Querschnittes berücksichtigt werden, und zwar J_{\min} . Die Richtung des Ausknickens steht senkrecht auf der Achse des kleinen Trägheitsmomentes. Auch hier spielt also wie bei der Biegung das Trägheitsmoment eine Rolle. Am günstigsten sind Querschnitte, die bei kleiner Fläche und damit geringem Materialaufwand ein möglichst großes Trägheitsmoment besitzen. Damit mündet diese Betrachtung ebenfalls in die früher durchgeführte Querschnittsdiskussion (Knese, Hahne und Biermann, 1955). Die überlegenen Hohlquerschnitte werden in der Technik noch wenig verwandt (z. B. Schiffsmasten, neuerlich auch Hallenkonstruktionen), da der Anschluß an den Enden bisher nicht mit genügender Sicherheit bewältigt werden konnte. Der Organismus hat dieses Problem gelöst.

Bei sehr schlanken Stäben ist die kritische Last und die Spannung P/F klein. Sie können eine erhebliche Ausbiegung ertragen, ehe es zum Bruch kommt. Die kritische Last wird um so größer, je gedrungen der Stab ist, d. h. mit wachsendem J und kleinem l . Bei den gedrungenen Stäben bringt eine geringfügige Laststeigerung den plötzlichen Bruch, bevor es zu einem wirklichen Ausbiegen gekommen ist. Als Beispiele hierfür können die Durchbiegungen bei den Bruchversuchen angeführt werden, bei denen die Tibia eine sehr geringe, die Fibula aber eine verhältnismäßig große Durchbiegung zeigt (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955).

Aber auch die Last selbst kann als Fehlhebel auftreten. Durch eine nicht in der Achse liegende Last entsteht ein Biegemoment. Das Biegemoment veranlaßt eine Ausbiegung. Da nun beim Knicken die Größe des Biegemomentes an einer Stelle von der Größe der Durchbiegung abhängt, tritt damit wiederum eine Vergrößerung des Biegemomentes ein. Das vergrößerte Biegemoment schafft eine stärkere Ausbiegung usw. Die Gesamtdurchbiegung besteht also aus einer Summe unendlich vieler Durchbiegungsschritte: $f = f_0 + f_1 + f_2 + f_3 \dots$, wobei $f_3/f_2 = f_2/f_1 \dots = q = \text{const.}$ Die Reihe der Durchbiegungsschritte bildet eine endliche geometrische Summe, solange $q < 1$. Mit $q = 1$ ist die Knickgrenze erreicht, die $1/q$ -fache Belastung ergibt die Knicklast.

Durchführung der Belastungsberechnung

Diese allgemeinen Ausführungen über die Knicktheorie können nun auf das praktische Beispiel, den Oberschenkel, angewandt werden. Bei Untersuchungen eines Knickvorganges spielt die Lage im Raum keine Rolle, ein Punkt, der für die Betrachtung von Organismen in sehr wechselnder Raumstellung wichtig ist. Ob ein Stab senkrecht oder horizontal im Raum liegt, ist gleichgültig. Entscheidend für das Wesen des Vorganges ist nur das Verhältnis zu den Gelenken. Durch die Lageveränderung im Raum wird allein die Richtung des Schwerelotes der Körpermasse im Vergleich zur Stablängsachse verändert. Dieser Punkt wird aber dadurch berücksichtigt, daß auch das Gewicht als eine Kraft aufgefaßt wird.

Zunächst soll die Frage nach dem Fehlhebel aufgeworfen werden, wobei die Drucklast selbst vorläufig nicht diskutiert wird. Im Angriff der Kräfte sind zwei Punkte zu finden, die als Fehlhebel aufzufassen sind. Es wurde geschildert, daß ein Druckstab durch eine Seitenkraft zur Ausbiegung gebracht werden kann. Derartige Seitenkräfte sind nach der früher (Knese, 1955 b) gegebenen Zerlegung der Kräfte die P_x - und P_y -Komponenten (vgl. Einleitung). Diese Querkkräfte haben unter der Voraussetzung der Lagerung in

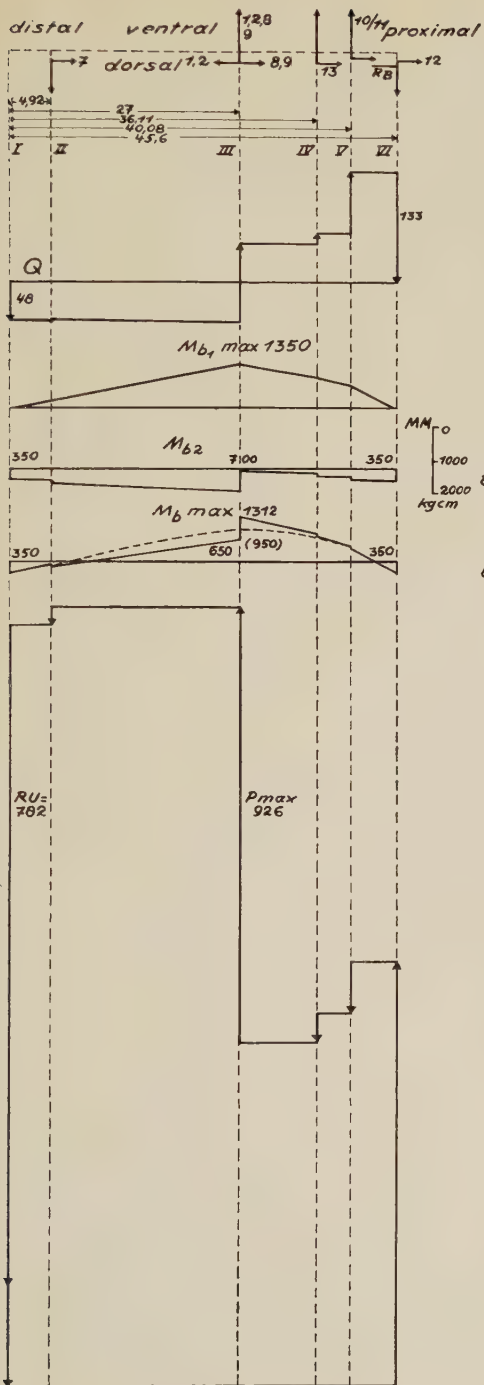
zwei Gelenken ein Biegemoment. Es kann also zunächst eine Untersuchung des Femur nach dem Modus eines in zwei Gelenken gelagerten Stabes erfolgen, der durch senkrecht dazu angreifende Kräfte eine Biegung erleidet. Der Einfluß der Querkkräfte soll wie bei jeder Bieigungsuntersuchung als gering gegenüber dem Bieigungsvorgang selbst angenommen werden und wird daher nicht berücksichtigt.

Bei Lagerung in zwei Gelenken ist ein festes und ein bewegliches Lager erforderlich. Das feste Lager liefert Stützreaktionen in der Vertikalen und Horizontalen. Diese Bedingungen gelten für das Kniegelenk mit der Möglichkeit der Stützung in der Frontal- und Sagittalebene, wie sie auseinandergesetzt wurde (Knese, 1955 b). Das bewegliche Lager liefert eine Lagerreaktion senkrecht zur Stützfläche. Hierfür ist das Hüftgelenk einzusetzen. Ein bewegliches Lager ist bei Biegung erforderlich, da durch die Formänderung der Durchbiegung bei Lagerung in zwei festen Lagern recht erhebliche zusätzliche Spannungen auftreten. Sie werden durch das bewegliche Lager, das entsprechend der Formänderung nachgibt, vermieden.

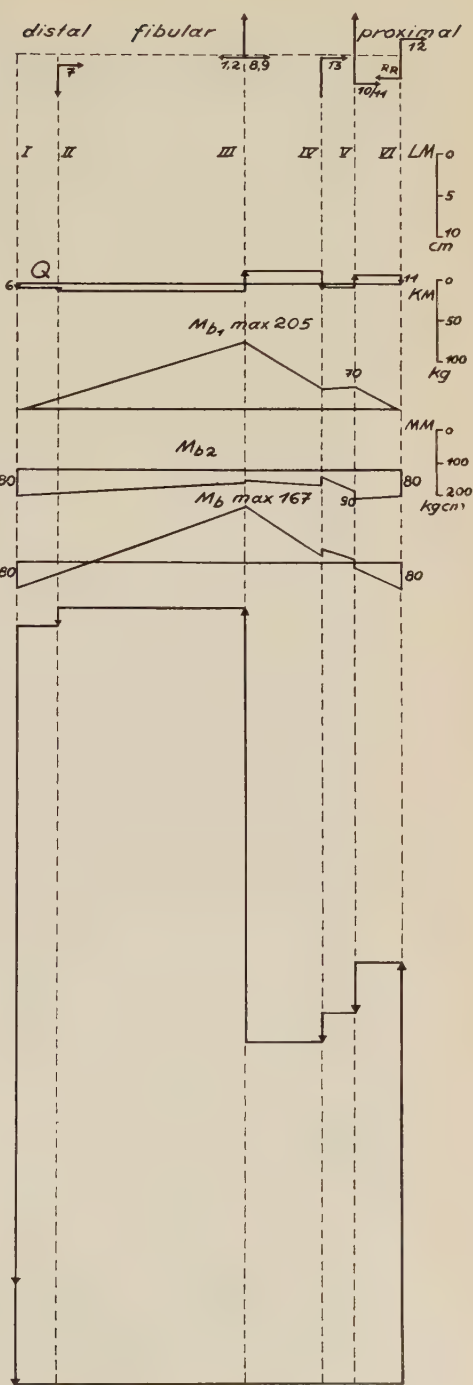
Das zur Rechnung verwandte Kraftsystem wurde früher (Knese, 1955 b Abb. 1 und Einleitung) dargestellt. Die Untersuchung auf Biegung erfolgte graphisch (Abb. 2). Im Querkraftdiagramm ergibt sich dann eine Stützreaktion von 48 kg im Kniegelenk und 133 kg im Hüftgelenk. Die P_x -Komponente im Querschnitt VI beträgt jedoch 215 kg, ist also größer. Hier liegt eine Differenz vor, die durch die Experimentalanordnung bedingt ist und auf die noch verschiedentlich zurückzukommen ist. Der Unterschenkel wurde bei den statischen Experimenten (Knese, 1955 a) zwischen zwei Winkeleisen mit zwei Bolzen unverschieblich befestigt. Wie der Bruch des Unterschenkels am Ende der Experimente zeigte, war diese Bolzenbefestigung erheblich beansprucht, so daß in den Stützbeträgen Differenzen auftreten müssen. Es wird noch zu zeigen sein, daß eine derartige Differenz bei den Sprunggelenkexperimenten nicht auftrat (vgl. auch unten Biegung in der Frontalebene). Die Querkraft wechselt ihr Vorzeichen im Querschnitt III, dem Ansatz der *Mm. vasti*, Adduktoren usw. Hier liegt demgemäß auch das

Abb. 2 (Seite 413). Graphische Untersuchung der Oberschenkelbelastung bei Lagerung in zwei Gelenken. Darstellung in Sagittal- und Frontalebene. Zu oberst die Femurachse mit Ansatz und Richtung der Kraftkomponenten (vgl. Einleitung). Es folgen die Querkraftfläche Q , die Biegemomente $Mb1$ durch die Querkkräfte, die Biegemomente $Mb2$ durch den ausmittigen Ansatz und das resultierende Biegemoment Mb mit Ausgleich der Sprünge in der Sagittalebene. Zu unterst die Druckbelastung P dargestellt als sog. lotrechte Längskräfte, d. h. die Druckkräfte werden um 90° gedreht auf der Knochenlängsachse aufgezeichnet; RU = die Unterschenkelresultierende (vgl. Knese, 1955 a); LM = Längenmaßstab; KM = Kräftemaßstab; MM = Momentenmaßstab in Sagittal- und Frontalebene verschieden (!)

Sagittalebene



Frontalebene



größte Biegemoment. Da der Querschnitt III von der Mitte etwas nach proximal verschoben ist, steigt das Biegemoment von proximal her etwas schneller an als von distal. An den Endpunkten des Femur ist das Biegemoment 0. Das Maximum beträgt 1350 kgcm.

Ein weiteres Biegemoment wird durch den ausmittigen Ansatz der Muskeln außerhalb der Stablängsachse hervorgerufen. Hierbei ist mit den Längskomponenten P_z zu rechnen. Bei der Lagerung in zwei Gelenken ist nur für die Kräfte des Querschnittes VI, dem Hüftgelenk (Beckenresultierende und kleine Glutaeen), das Biegemoment über die ganze Länge des Stabes gleich. Für alle anderen Kräfte nimmt das Biegemoment von einem Lager, wo es 0 ist, bis zum Kraftansatz zu. Der Ansatz ist als Hebelquerschnitt zu betrachten, in dem das Biegemoment einen Sprung in die entgegengesetzte Richtung macht und dann wieder zum anderen Lager auf 0 abfällt. Die Begrenzungslinien der Momentenflächen dieser entgegengesetzt gerichteten Momente verlaufen parallel. Die einzelnen Momente sind im Diagramm nicht eingetragen, sondern nur das Ergebnis der geometrischen Addition aller jener Momente durch den ausmittigen Ansatz der Muskeln. Das Maximum dieses Momentes $M_b 2$ beträgt 700 kgcm und ist dem ersten Biegemoment durch die Querkkräfte entgegengesetzt gerichtet. Es würde eine Durchbiegung (Konvexität) nach dorsal erzeugen.

Die Addition beider Momente ergibt die resultierende Momentenfläche. Sie beginnt proximal mit einem Biegemoment von 350 kgcm, das nach dorsal gerichtet ist. Dann erfolgt das größere Biegemoment nach ventral mit einem Sprung im Querschnitt III von 1312 auf 650 kgcm. Schließlich ist distal noch ein ähnliches Moment wie proximal vorhanden. Der große Sprung in den einzelnen Hebelquerschnitten entspricht der Größe nach nicht den Tatsachen. Es wurde mit einer resultierenden Einzelkraft gerechnet und nicht mit strecken- oder linienförmigen Ansätzen. Dieser „Sprung“ dürfte daher in unendlich vielen kleinen Integralschritten vor sich gehen, also kaum als Sprung erscheinen. Es wurde daher ein Ausgleich der Momentenfläche vorgenommen, und zwar so, daß die neue punktierte Momentenfläche denselben Inhalt wie die ursprünglich errechnete hat. Damit würde das Biegemoment im Querschnitt III etwa 950 kgcm betragen. Es ist wesentlich kleiner als bei der Kranbelastung, die im Kniegelenk ein maximales Biegemoment von 4715 kgcm brachte. Die Belastung bei der Annahme der Lagerung in zwei Gelenken erscheint also geringer und damit auch die Materialbeanspruchung.

Die Verteilung des Biegemomentes entlang der Knochenlängsachse entspricht weitgehend der Kompaktaverteilung, die zum Ende zu, wo das Biegemoment 0 wird, sich allmählich verliert. Die größte Kompaktastärke liegt etwas proximal von der Mitte ähnlich wie Mb_{\max} . Aber auch die Krümmung des Knochens geht dem Biegemoment parallel. Einmal ist die sagittale Schaftkrümmung mit Konvexität nach ventral vorhanden. Im proximalen Bereich findet sich ventral eine deutliche Konkavität, während die dorsale Konvexität allmählich in das Trochantermassiv übergeht (vgl. auch Merkel, 1874). Beide könnten im Zusammenhang mit dem proximalen Biegemoment gebracht werden. Eine distale und ventrale Kehle könnte ebenso auf das distale nach dorsal gerichtete Moment bezogen werden, obwohl die Verhältnisse durch die Verbreiterung zum Kniegelenk zu hier sicher eine Sondermodulation bringen.

Eine gleiche Biegekonstruktion ist für die Frontalebene durchzuführen. Hierbei wird im Querschnitt VI, dem Hüftgelenk, eine Stützung von 11 kg gefordert. Die Py -Komponente beträgt 10 kg, so daß hier gegenüber der Sagittalebene zwischen Stützforderung und experimentell gemessenem Wert Übereinstimmung besteht. Das wesentlich geringere Biegemoment nach fibular mit einem Maximum von 205 kgcm ist mit dem nach tibial gerichteten durch den ausmittigen Ansatz zu addieren. Es kommt eine Momentenfläche zustande, die derjenigen in der Sagittalebene ähnelt. Ihr Maximum beträgt aber nur 167 kgcm, d. h. etwa 10% des Biegemomentes in der Sagittalebene, mit Richtung (Konvexität) nach fibular und einem proximal und distal entgegengesetzt gerichteten kleineren Anteil. Die Bedeutung des frontalen Biegemomentes tritt also bei einer Beugstellung im Kniegelenk stark zurück.

Die Spongiosa

Die Untersuchung auf Biegung unter der Voraussetzung einer Lagerung in zwei Gelenken ergab für den Knickvorgang einen Fehlhebel. Dem errechneten Biegemoment, besonders in der Sagittalen, entspricht die Kompaktaverteilung und die sagittale Schaftkrümmung des Femur. Das Biegemoment betrifft den Schaft des Femur, während an seinen Enden das Moment 0 ist. In der ursprünglichen Konzeption für die Belastung des Femur wurde von v. Meyer (1867, 1873) und Culmann (1866) bereits dem proximalen Femurende eine Biegung zugeschrieben. Bekanntlich beruht diese Auffassung auf der Architektur der Spongiosa.

Die Untersuchung der an sich bereits bekannten Spongiosaarchitektur (vgl. die Angaben bei Koch 1917, Carey 1929) hat auf Grund dieses Deutungsversuches einen ungeheuren Aufschwung erhalten, wobei nur auf Wolff (1870, 1899), Roux (1885, 1893, zitiert nach 1895), Solger (1899), Albert (1900) und Triepel (1908, 1922) hingewiesen werden soll. v. Meyer (1873, 42), der sich durch eine hervorragende Formulierung mechanisch-anatomischer Probleme auszeichnet, hat die Bedeutung der Spongiosa allgemeiner gekennzeichnet: „Es ist nun leicht einzusehen, daß in solchen Fällen, in welchen mindere Tragfähigkeit verlangt ist, als die kompakte Masse sie gewährt, in welchen indessen doch der äußere Umfang gegeben sein soll, die kompakte Masse durch ein System von Blättern und Stäben ersetzt werden kann; es ist aber notwendig, daß die Richtung dieser Stäbe dieselbe sei, in welcher die Druck- resp. Zugwirkungen sich geltend machen, denn nur auf diese Weise können sie eine zu ihrer geringeren Masse in günstigem Verhältnis stehende Widerstandsfähigkeit zur Geltung bringen.“ In dieser Darstellung ist besonders auf zwei Punkte hinzuweisen, die Erhaltung des Umfanges und die verminderte Tragfähigkeit gegenüber der Kompakta.

Die von Culmann gegebene Deutung des trajektoriiellen Baues stützt sich auf die äußere Form des proximalen Femurendes und die rechtwinklige Kreuzung der Spongiosabälkchen. Es wurde hierfür das bekannteste Bild der Hauptspannungslinien, das der Biegung, herangezogen. Nach der Deutung v. Meyers (1873, s. oben) wäre für alle spongiösen Teile eine verminderte Tragfähigkeit anzunehmen. Sie wurde experimentell in Druckversuchen nachgewiesen (s. unten). In unseren Festigkeitsuntersuchungen (Knese, Hahne und Biermann, 1955) konnte darauf hingewiesen werden, daß sich verschiedene Stoffe gegenüber Belastungen auch sehr verschieden verhalten. Damit erhebt sich die Frage, ob nicht alle spongiösen Teile einer gleichen Belastungsform ausgesetzt sind. Besser wäre es vielleicht, zu erwägen, ob die Spongiosa einer Belastungsform keinen oder nur geringen Widerstand leisten kann. Aus Spongiosa sind die Gelenkenden der langen Knochen und die kurzen Knochen aufgebaut. Die kurzen Knochen, Wirbel, Fuß- und Handwurzel sind als würfelförmige Körper zu bezeichnen, für die durch Mangel oder Kleinheit eines Hebelarmes Biegung kaum in Frage kommt. Je nach Lastangriff kann eine Druckbelastung bzw. Scherung angenommen werden. Die durchgeführten Festigkeitsprüfungen (Messerer, 1880; Lange, 1902; Göcke, 1925, 1926, 1928, eigene Versuche s. unten) haben die Spongiosa auch nur auf Druck untersucht. Biegeversuche wurden dagegen nicht ausgeführt. Da nun für die Kompakta von einer ganzen Reihe von Autoren Biegeversuche durchgeführt wurden (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955), könnte durch die Auswahl der Belastungsart schon die verschiedene Widerstandsfähigkeit von Kompakta und Spongiosa gekennzeichnet sein. Culmann (1866) sowie v. Meyer (1867) und dann besonders Wolff (1870) haben

zwar auch Unterschiede in der Belastungsweise angenommen. Es wurde auf Grund der Spongiosaarchitektur gefolgert, daß im proximalen Femurende Biegespannungen vorliegen, um damit die sog. Druck- und Zugtrajektorien zu deuten. In der Mitte des Femur ergäbe sich dann eine Druckbelastung. Dieses rechnerische Ergebnis widerspricht offensichtlich den Materialeigenschaften, somit ist es anzuzweifeln. Wolff kann mit eigenen Worten geschlagen werden (1899, 307), nämlich daß „eine Bezugnahme auf mathematische Betrachtungen und Formeln in medizinischen Beweisführungen immer nur dann einen Sinn hat, wenn zugleich ... durch die direkte anatomische Untersuchung die Richtigkeit der Herbeiziehung der mathematischen Betrachtungen dargetan werden kann“. Der Beweis für die Richtigkeit der Auffassung ist durch die rechtwinklige Kreuzung der Spongiosabalken allein nicht anzutreten, da sich hierin ein allgemeines Gesetz der Spannungen manifestiert, worauf schon Bähr (1898) hingewiesen hat. In einer späteren Arbeit über die „Materialstruktur des Knochens“ werden die Verhältnisse ausführlicher dargestellt. Auch Sudeck (1899) tritt in seiner sorgfältigen Spongiosauntersuchung der Biegungstheorie entgegen. Ebenso kommt Hagen (1908, 1909) zu dem Schluß, daß der Femur äußerlich wohl zunächst einem Kran sehr ähnlich sähe. Das coxale Ende ist jedoch nicht frei, wie das für einen Kran zu fordern ist, sondern geführt. So ergibt sich eine Beanspruchung auf Längsdruck mit Biegung, d. h. Knickung.

An der gerichteten Struktur der Spongiosa kann nicht gezweifelt werden, obwohl ja bereits von technischer Seite (Mohr, vgl. Gebhardt, 1901, 198) eine trajektorielle Deutung auf Grund der Inhomogenität des Knochens in Frage gestellt wurde. Aus der Möglichkeit einer trajektoriellen Deutung wurde umgekehrt von Petersen (1927, 1930) gefolgert, daß der Knochen sich quasi homogen verhält (vgl. Knese, Voges und Ritschl, 1954, und Knese, Ritschl und Voges, 1954).

Triepel (1922) hat eine trajektorielle Deutung der Spongiosa grundsätzlich abgelehnt. Es wäre nicht zu billigen, irgendwelche Züge der Spongiosa Trajektorien zu nennen. Damit würde eine Deutung vorausgenommen, die erst zu beweisen sei. Diesem Gedanken ist grundsätzlich zuzustimmen, ebenso der Feststellung, daß den meisten Deutungen unvollkommene Analysen zugrunde liegen. Triepel (1903) hatte zuvor den Begriff „mechanische Struktur“ geprägt, um hiermit das in der „funktionellen Struktur“ liegende Urteil über die Entstehungsweise zu umgehen. Hierfür setzte Triepel (1904) dann „trajektorielle Struktur“. Zunächst überwiegen bei der Spongiosa Platten, Bälkchen, wie sie zumeist angegeben werden, treten demgegenüber zurück. In den sich kreuzenden Systemen können eine oder zwei Richtungen bevorzugt sein. Die Platten gehen spitzwinklig oder fast tangential an den ganzen Umfang der Markhöhle heran. Die von Triepel durchgeführte schematische Entwicklung von Kuppeln und Kelchen, die wohl an manchen Stellen vorhanden sind, bringt keine Lösung für die Vielfalt der vorhandenen Architekturformen. Die angenommene „harmonische Einfügung“ ist eine morphologische Feststellung, die über die Bedeutung der Spongiosa nichts aussagt. Triepel diskutiert die verschiedenen Deutungsmöglichkeiten. Er denkt u. a. an Fachwerkbauten, die zunächst massiv vorgestellt werden. Für die zu berechnenden Spannungstrajektorien würden dann Balken eingesetzt, die als

insubstantiierte (vgl. Roux I, 462) Spannungstrajektorien angesehen werden könnten. Triepel hält diese Möglichkeit jedoch für unwahrscheinlich. Dazu ist festzustellen, daß zunächst Fachwerkkonstruktionen nach statischen Regeln und nicht nach festigkeitstheoretischen Gesichtspunkten, d. h. auf Grund der Spannungen, berechnet werden. Allerdings sollen die einzelnen Streben nur Druck- oder Zugüberträger sein. In jedem Balken oder jeder Platte herrschen nach Triepel Biegungsspannungen, so daß Druck- und Zugspannungen gleichzeitig auftreten und nicht nur eine Spannungsqualität vorhanden ist. Im übrigen würde die Spannungsgröße bei gleichbleibender Bälkchenstärke wechseln. Die von Pauwels (1948) vertretene Auffassung, daß die Verteilung und Größe der Spannungen für die Spongiosa entscheidend sei, aber nicht ihre Richtung, ist unverständlich. Spannungen haben wie Kräfte nicht nur eine Größe (Betrag), sondern stets auch eine Richtung, die nicht vernachlässigt werden kann. Die trajektorielle Ausrichtung wäre nach Pauwels nur ein Symptom. Pauwels (1954) meint jedoch neuerdings im Gegensatz dazu nach Untersuchung der Kniegelenksankylose, daß die Spongiosaarchitektur eine Verkörperung der Spannungstrajektorien darstellt.

Die auch von Triepel (1922) nicht abgeleugnete Ähnlichkeit mit ausgewählten Spannungstrajektorien könnte in der Weise gedeutet werden, daß die Spongiosaarchitektur¹ in ihrer Anordnung zwar weitgehend dem trajektoriellen Verlauf in einem homogenen Körper entspricht. Die vorhandenen Platten und Balken stellen aber keine insubstantiierten Spannungstrajektorien dar, sie sind Kraftüberträger für bestimmte Belastungsformen. Die nicht mehr homogene Konstruktion erleidet in ihren einzelnen Teilen eine Beanspruchung, die ein nicht ohne weiteres zu beurteilendes Spannungsgefüge hervorruft. Die Annahme eines quasi trajektoriellen Baues bei gleichzeitiger Unmöglichkeit der Angabe der tatsächlich vorhandenen Spannungen wird in einer späteren Veröffentlichung über die Materialstruktur des Knochens noch näher begründet. Eine für eine bestimmte Kraftübertragung entwickelte Konstruktion ist zunächst spannungslos. Schon aus diesem Grunde muß von einer quasi trajektoriellen Struktur gesprochen werden. Welche Spannungen in den Konstruktionsteilen endgültig auftreten, hängt von der Art und Größe der Belastung ab, entzieht sich also der anatomischen Analyse. Eine anatomische Untersuchung kann also über die Qualität der möglichen Spannungen nichts aussagen. Hierzu ist die Kenntnis des jeweiligen Belastungszustandes erforderlich.

¹ Triepel (1908) sieht die Struktur als ein allgemeines Gefüge eines Körpers an. Die trajektorielle Architektur beträfe die gröberen Verhältnisse, die trajektorielle Textur die geweblichen Eigenheiten. Diese Unterscheidung wäre jedoch nicht immer notwendig.

Da gegen die Annahme von Biegungstrajektorien bzw. besser einer Konstruktion für Biegebelastung schwerwiegende Bedenken aufzubringen sind, ist ein anderer Weg der Deutung zu suchen. Die experimentelle Prüfung (vgl. u.) der Spongiosa und die Form derjenigen Skeletelemente, die nur aus Spongiosa aufgebaut sind, lassen vermuten, daß die Spongiosa nur einer Druckbelastung einen erheblichen Widerstand leisten kann. Dies dürfte auch für die Gelenkenden der langen Knochen zutreffen. Die bisher durchgeführte Belastungsberechnung hat ja ergeben, daß das Biegemoment zu den Femurenden hin bis auf Null abnimmt. Die statischen Experimente (Knese 1955a, 1956) haben ebenfalls gezeigt, daß in Gelenken mit Druckübertragungen zu rechnen ist. Auf Grund dieser Tatsachen müssen die Vorgänge untersucht werden, die auftreten, wenn sich zwei Körper unter Druckübertragung berühren.

Bereits v. Meyer (1867) hat bei der Spongiosa für „einseitigen“ Widerstand überwiegend an Druckübertragung gedacht, und zwar so, daß der Druck auf die ganze Gelenkfläche verteilt sei. Die Platten stehen auf der Gelenkfläche senkrecht (auch Triepel, 1908) und sind durch dünne, runde oder abgeflachte Stäbchen verbunden. In der Nähe der Gelenkflächen würden sich Streckbandsysteme befinden. Die Möglichkeit der Druckübertragung hat auch Ritter (1888) erwogen, ohne eine Lösung hierfür geben zu können. Triepel (1922) ist ebenfalls aufgefallen, daß viele Spongiosaelemente in Richtung von Druckkräften liegen.

Nach Mörsch (Band II 1929, 462ff.) zeigen Gelenkquader, sowohl der plane, der das Lager bildet, wie der konvexe, Risse, die in Richtung der Drucklast verlaufen. Ähnliche Bruchformen sind von den Gelenkenden her bekannt. Voran ist hier an die Y-Brüche zu denken, aber auch andere Formen mit Längsspalten, die sich in den Knochen hineinziehen (Abb. 3).

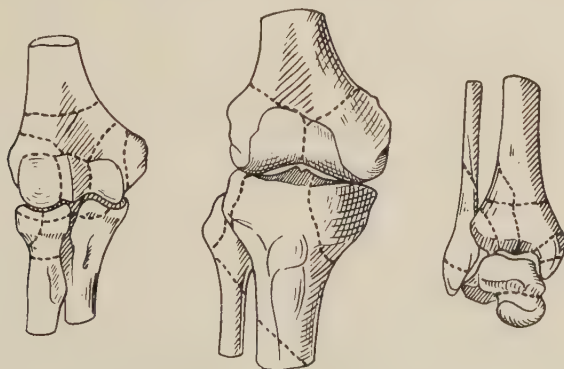


Abb. 3. Gelenknahe Frakturlinien am Ellenbogen-, Knie- und Sprunggelenk (umgezeichnet nach v. Lanz und Wachsmuth)

Zur Deutung dieser Erscheinung erfolgt eine Teilung der Quader in der Mitte. Die beiden Hälften werden auseinandergedrückt (Abb. 4). Dann wird jede Hälfte mit $P/2$ exzentrisch belastet und biegt nach innen aus. Werden die beiden Teile wieder bis zur Berührung der Unterkanten aneinandergerückt, so ergibt sich an der oberen Innenkante ein Gegendruck H_1 . Damit der Spalt zwischen den beiden Teilstücken geschlossen wird, muß noch eine Zugspannung von einer Hälfte auf die andere wirken. Die Verteilung dieser Zugspannung hat einen annähernd parabolischen Verlauf. Die Drucktrajektorien werden im allgemeinen vom oberen Druckstreifen normal zur Druckfläche ausgehen (Abb. 5). In einer gewissen Entfernung müssen sie parallel zur Achse verlaufen und über den ganzen Querschnitt verteilt sein. Den gleichen Verlauf

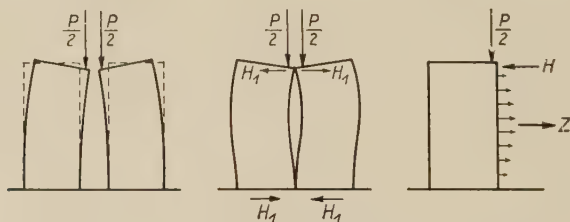


Abb. 4. Darstellung der Druckwirkung am Stabende, Teilung des Gelenkquaders in zwei Hälften und Auseinanderrücken dieser beiden Hälften, die mit $\frac{P}{2}$ belastet sind. Zusammenrücken der beiden Hälften: Gegendruck H_1 . Darstellung der Zugspannungen Z , des Gegendruckes H an der linken Hälfte des Gelenkquaders. (Aus Mörsch 1923/29.)

der Trajektorien gibt Wyss (1926, 1948) an. Aus den Druckspannungen kann eine Resultierende S gebildet werden. Dann entsprechen die Zugspannungen Z der horizontalen Komponente von S . Das Maximum der Zugspannung liegt ein Stück von der Druckfläche entfernt. Unmittelbar unter der Druckfläche befindet sich ein Gebiet der horizontalen Druckspannungen H . So entsteht eine Zone großer Unstetigkeit der Spannungen in benachbarten Elementen, die einer Abscherung sehr ähnlich ist. Daher springt der Teil des Körpers, in dem die horizontalen Druckspannungen herrschen, als ein Keil mit Spitze in Druckrichtung heraus. Nach Versuchen ist die genannte Unstetigkeit hoch zu bewerten, da ein Bruch auftritt, ehe die zugfesten Elemente voll ausgenutzt sind.

Nach diesen Erörterungen wären die oben aufgeführten Frakturen in jenem Sinne zu deuten, daß in der Mitte ein Auseinanderreißen

der Gelenkteile erfolgt, während der Bereich der Unstetigkeit am Übergang von der Spongiosa zur Kompakte besteht, so daß hier weitere Risse die Y-Figur vervollständigen. Die Ausführungen von Mörsch und Wyss gelten für kompakte Gelenkquader. Die aufgeführten Frakturen sprechen jedoch dafür, daß auch für die spongiösen Gelenkteile eine Druckübertragung anzunehmen ist. Auch frühere statische Untersuchungen bringen hierfür eine Bestätigung (Knese 1955 a, 1956). Es konnte nachgewiesen werden, daß die Resultierende aus einer meist exzentrisch angreifenden Last und den stabilisierenden Muskelkräften als Druckkraft in den Gelenken angreift. Das vielfältig diskutierte Problem der Spongiosa (vgl. hierzu z. B. die Literatur bei Triepel 1922) kann hier nicht im einzelnen dargestellt werden. Bereits v. Meyer (1867) hat auf den Unterschied in der Stärke zwischen den Druck übertragenden Platten und den senkrecht dazu angeordneten Bälkchen hingewiesen. Damit war eindeutig mit verschiedenen großen Spannungen in den aufeinander senkrecht stehenden Ebenen zu rechnen, wie das hier auch für die Druckübertragung theoretisch auseinandergesetzt wurde. Eigene Untersuchungen an den verschiedensten Gelenkenden haben diese Stärkeunterschiede bestätigt. Bei Biegung sind an einem Orte die aufeinander senkrecht stehenden Zug- und Druckspannungen aber gleich groß (vgl. dazu unten das Verhältnis Zug- und Druckfestigkeit des Knochens).

Die Analyse der Spongiosastruktur einzelner Gelenke hat zu berücksichtigen, daß die Gelenkkörper nicht nur Druck aufnehmende Organe sind, sondern auch bewegungsführende (vgl. Knese 1950). Die Verhältnisse werden dadurch recht verwickelt, daß die resultierenden Druckkräfte in verschiedenen Stellungen auch an verschiedenen Punkten der Gelenkfläche angreifen. Unter Punkt ist dabei der jeweilige Mittelpunkt der Kontaktfläche zu verstehen. Auf die Beziehungen zwischen der Gelenkform und der Spongiosaarchitektur hat Aeby (1873) hingewiesen. Schließlich stehen mit diesen eigentlichen Gelenkteilen weitere Einrichtungen in Ver-

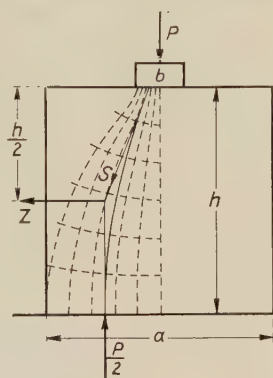


Abb. 5. Darstellung der Hauptspannungslinien bei Druckübertragung. S = Druckspannung; Z = die horizontale Komponente von S als Zugspannung. Im Abstand h laufen die Kraftlinien parallel zur Längsachse. (Aus Mörsch 1923/29.)

bindung, wie Tubercula, Trochanteren, Epicondylen usw., die eine eigene, nicht so leicht zu deutende Struktur aufweisen. Diese verschiedenen Strukturformen sind ziemlich deutlich voneinander abgesetzt, wenn auch eine „harmonische“ Aneinanderfügung erfolgt.

Im Rahmen vorliegender Untersuchung sind nur die Spongiosaarchitekturen der beiden Femurenden näher zu verfolgen, um damit die Grundlage für die Fortführung der Untersuchung zu gewinnen. Die Verhältnisse im distalen Femurende sind recht klar. Von den beiden Kondylen her (im Frontalschnitt) ziehen in der Sagittalen zunächst normal zur Gelenkfläche, dann in die Schaftachse umbiegend Spongiosaplatten, die weiterhin in gleicher Richtung auf die Kompakta auftreffen. Die Platten von den einander zugewandten Kondylenteilen erreichen den Schaft erst an der Grenze von distalem und mittlerem Viertel. In etwa 5 bis 10 mm Entfernung von der Gelenkfläche liegen einige kräftigere quere Züge, die bereits von v. Meyer (1867) beschrieben wurden. Im übrigen finden sich nur wenig quere Bälkchen. Der Bereich unter der Fossa intercondylica zeigt besonders jenseits der Epiphysenlinie kaum gerichtetes und in allen Ebenen gleich starkes Maßwerk, wie es auch unter den Epicondylen zu beobachten ist.

Die sog. typische Spongiosaarchitektur des proximalen Femurendes erscheint nur im Frontalschnitt, der Kopf und Hals halbiert, und im Röntgenbild. Es wird bekanntlich zwischen einem Trajectorium rectum und Trajectorium curvatum unterschieden. Auffällig ist, daß sich alle in der Literatur wiedergegebenen Originalbilder weitgehend gleichen, in den Schemata aber zugunsten der Biegungstheorie die schwächeren Züge des Trajectorium curvatum betont werden. Bereits Merkel (1874), Albert (1900) und Triepel (1908) haben darauf hingewiesen, daß die Spongiosa ein räumliches System bildet. Es sei nur durch Schnittserien in verschiedener Richtung zu erkennen. Hier wurden Schnittserien in der Frontal- (Abb. 7) und Sagittalebene untersucht, dann Schnitte senkrecht zur Halsachse (Querschnitte) und in Richtung des Trajectorium rectum von kranial-medial nach kaudal-lateral. Eine weitere Schnitttrichtung ergab sich durch die Form des Femurhalses. Der Hals hat einen annähernd ellipsenförmigen Querschnitt. Die lange Achse der Ellipse ist von proximal-ventral nach dorsal-distal gerichtet. In dieser Richtung verläuft aber auch die Beckenresultierende bei der Beugstellung (Knese, 1955 a), deren Kraftwerte vorliegender Belastungsuntersuchung zugrundeliegen. Es wurde infolgedessen auch eine Schnittserie in der Richtung von proximal-ventral nach dorsal-distal angefertigt (Abb. 6).

Die Architektur der Kopfspongiosa ist dadurch ausgezeichnet, wie Querschnitte zeigen, daß die Platten senkrecht auf der Kopfoberfläche stehen. Damit wäre bereits die erste Forderung für eine Druck übertragende Konstruktion erfüllt. Die Richtung der gesamten Beckenkräfte wird zwar durch die Beckenresultierende angegeben. Der Übertragungsmechanismus ist jedoch durch die jeweilige Anlagerung der Facies lunata an den Kopf bestimmt. An der Kopf-Hals-Grenze ist damit auch eine eindeutige Ausrichtung der Spongiosa nicht mehr festzustellen. Die Platten laufen radiär zu einem „Punkt“ zusammen, der etwas tiefer als der geometrische Mittelpunkt der Kugel liegt. Hier findet sich eine fast kompakte Verdichtung der Spongiosa,

aus der das Trajectorium rectum entsteht (s. unten). Die Verhältnisse sind im einzelnen recht verwickelt. Bei Schnitten in Richtung des Trajectorium rectum biegen in der Nähe der Kopf-Hals-Grenze die senkrecht auf der Oberfläche stehenden Platten nach etwa 7 mm, etwas weiter davon entfernt nach etwa 10 mm in die Halsrichtung um. In dieser Schnittrichtung erscheint die Kopfspongiosa in der Form wenig unterbrochener einheitlicher Platten. Die Platten sind — gut kenntlich im Querschnitt — durch feine Bälkchen gegeneinander abgestützt. Im Hals geht diese radiäre Anordnung verloren.

Aus der geschilderten Verdichtung der Kopfspongiosa entsteht das Trajectorium rectum (Abb. 7). Es zieht wenig konvergierend von kranial-medial

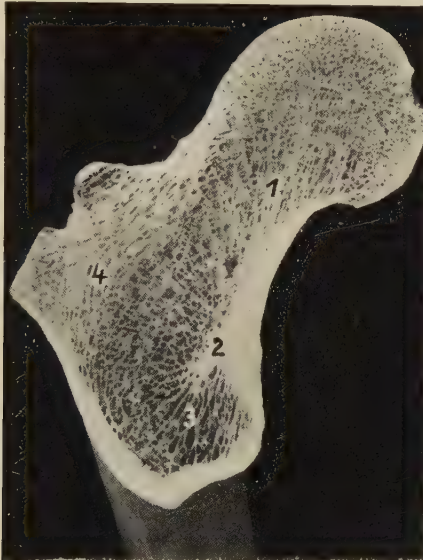


Abb. 6. Schnitt durch das proximale Ende eines linken Femur in einer Ebene von proximal vorn nach distal hinten. 1 = Trajectorium rectum; 2 = Schenkelsporn; 3 = Hinteres frontales Plattensystem; 4 = Vorderes frontales Plattensystem im Übergang zur vorderen und lateralen Wand.

nach kaudal-lateral an den unteren Umfang des Schenkelhalses sowie die tibiale Wand des Schaftes heran. Die dazu annähernd senkrechten Abstützungen erscheinen überwiegend als dünne Bälkchen. Platten sind zwar auch vorhanden, haben aber wahrscheinlich eine geringere Flächenausdehnung. Aus diesen Abstützungen entstehen an der Kopf-Hals-Grenze zwei gegenüber dem Trajectorium rectum etwas schwächere Plattensysteme (Abb. 6). Das vordere System liegt von vornherein annähernd in der Frontalebene parallel zum vorderen Halsumfang (Abb. 6). Die vorderen Platten gehen fast senkrecht oder spitzwinklig, wie es Triepel (1922) allgemein geschildert hat, in die vordere Wand des Femur hinein. Die größere

Masse der Platten biegt distal nach hinten um und erreicht die laterale Femurwand. Ein sehr kleiner proximaler Teil geht nach vorn umbiegend in das Spongiosawerk des Trochanter major über (vgl. unten). Das hintere Plattensystem ist zunächst nicht klar vom Trajectorium rectum abgesetzt (Abb. 7). Ein kleiner Teil der Platten erreicht frontal stehend den Schenkelsporn. Der Schenkelsporn erscheint als eine längliche Platte (Merkel, 1873, vgl. Spalteholz-Spanner, 1953, Abt. 10). Diese Platte gliedert den



Abb. 7. Frontalschnitt durch einen linken Femur am hinteren Umfang der Fovea capitis femoris. 1 = Umbiegen der Spongiosaelemente aus der Normalen auf der Kopffläche in die Richtung des Trajectorium rectum; 2 = Trajectorium rectum; 3 = Anschnitte durch das hintere frontale Plattensystem; 4 = Verbindung des hinteren Systems mit dem Schenkelsporn; 5 = Vorderes Plattensystem im Übergang in die laterale Wand; 6 = Kuppelbildung zwischen vorderem und hinterem System (sog. Trajectorium curvatum).

Trochanter minor von dem übrigen System ab. Erst jenseits des Schenkelspornes erscheint das hintere System in der Form selbständiger Platten (Abb. 6). Distal erreichen sie divergierend die hintere Schaftwand um die Crista femoris herum. Sie bilden nach Albert (1900) einen Radianten. Proximal zieht ein überwiegend bälkchenförmiger und z. T. sehr feiner Anteil senkrecht auf das vordere System zu, um sich mit ihm zu durchkreuzen. Dieses System um die Hals- und Schaftachse herum wird nach distal schwächer, nach proximal dagegen stärker. Das vordere und hintere frontale System biegen schließlich am oberen Halsumfang in die Horizontale und die

Sagittale um. Es entsteht ein Kuppelwerk (Abb. 7). Dieser Teil, der schwächste von den geschilderten Systemen, erscheint im Frontalschnitt und Röntgenbild als „Trajectorium curvatum“. Die frontalen Platten sind röntgenologisch nicht darzustellen, da sie parallel zum Film liegen und auf Grund ihrer geringen Dichte keinen Schatten geben. Bei sagittal stehenden Platten reicht die Dichte dagegen zur Schattenbildung aus. Die Form- und Verlaufsänderung der frontalen Platten ist gut im Querschnitt zu beobachten. An der Hals-Schaft-Grenze verläuft das vordere und hintere System noch fast parallel miteinander. Etwas weiter zum Schaft hin werden daraus immer mehr Platten, die eine dem Schaftumfang entsprechende Krümmung aufweisen. Auf gekrümmte Platten haben im übrigen schon Albert (1900) und Trierpel (1908, 1922) hingewiesen. Vor allem im Querschnitt wird deutlich, daß die beiden Trochanteren eine in allen Richtungen annähernd gleichmäßig stark ausgebildete Spongiosa besitzen und sich damit klar von der tragenden Spongiosa unterscheiden. Beide Systeme sind „harmonisch“ aneinandergelegt. Zum Teil gehen aus dem unteren Anteil des vorderen Plattensystems divergierend Züge in die Spongiosa des Trochanter major hinein, und zwar besonders am Übergang des Trochanter major zum Schaft.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß im proximalen Femurende ein System von drei Platten vorliegt. In Richtung der größten Materialfülle kann wohl die Übertragung der maximalen Belastung angenommen werden. Ein System paralleler gegeneinander abgestützter Platten erscheint geeignet, Belastungen in Richtung der Platten, aber nicht senkrecht dazu aufzunehmen. Ein Stoß Papier, evtl. noch mit einer leichten Krümmung aufgestellt, hat eine erhebliche Druckfestigkeit, d. h. das Papier leistet einen Widerstand bei Belastung in Richtung der Fläche. Senkrecht zur Fläche, durch Querkräfte, ist der Stoß Papier leicht zu biegen. Von den Blättern eines Buches hatte schon Albert (1900) bei der Spongiosa des distalen Femurendes gesprochen. Die drei Blattsysteme bilden in ihrer Gesamtheit eine fast geschlossene Röhre. Die Systeme erfahren im Kopf eine Bündelung und Umorientierung zur Kraftaufnahme. Diese Röhre erscheint fast, um einen häufig gebrauchten Vergleich anzuwenden, der auf v. Meyer (1867) zurückgeht, als eine aufgeblätterte Kompakta. Für eine solche Röhre müßte aber eine Drucklast angenommen werden.

In etwas anderer Weise kommt Dixon (1910) zu der Auffassung, daß das obere Femurende eine Röhre darstellt. Die „physiologische“ äußere Oberfläche dieser Röhre würde von dem Trajectorium curvatum und dem Schenkelsporn gebildet. Sie wird durch die Aufsätze der Muskelursprünge verdeckt, die als Hebelarme wirken. Die durch die Kreuzung schräg auf den Schaft auftreffende Spongiosa schildert Dixon wahrscheinlich nicht zutreffend als rechts- und linksgängige Spiralen.

Pauwels (1955) hat eine Untersuchung über die Spongiosadichte im coxalen Femurende veröffentlicht. Als Hauptebene der Belastung wird die Frontale angesehen und demgemäß jenes Spongiosabild der Untersuchung zugrunde gelegt, das eine Röntgenaufnahme zeigt. Dieses Vorgehen erscheint nach den obigen Erörterungen nicht vertretbar. Zu beachten wäre allerdings auch die Ebene senkrecht dazu, die in Querschnitten untersucht wurde. Aufgrund theoretischer Konstruktionen sowie spannungsoptischer Versuche kommt Pauwels zu dem Schluß, daß der Femurkopf eine Drucklast aufnimmt. Auf den Femurhals wirke ein Balkenschub durch Biegung und ein Konusschub durch die konische Gestalt des Halses. Es zeige sich eine quantitative und geometrische Übereinstimmung zwischen Spongiosadichte und Spannungsverteilung. Die Spongiosaelemente stellten ein biegungsfreies Fachwerk dar. Die Behauptung, daß der Nachweis einer quantitativen Übereinstimmung zwischen Spannungsverteilung und Spongiosadichte erbracht sei, muß angezweifelt werden. Auch Kummer (1956) meint in Anlehnung an Pauwels, daß für die Erklärung der Struktur das trajektorielle Bild hinreiche. Es wird im Modellversuch dadurch gewonnen, daß durch „Probieren“ jene Belastung erzeugt wird, die ein Trajektorienbild ergibt, das dem Präparat entspricht. Die Herstellung der entsprechenden Bilder hängt weitgehend, wie Kummers Ausführungen zu entnehmen ist, von der phototechnischen Bearbeitung des Versuchsergebnisses ab. Die im spannungsoptischen Versuch ermittelte Belastungsgröße steht in keinem berechenbaren Verhältnis zur wahren Beanspruchung des Skeletstückes. Eine solche Erkenntnis kann nicht ohne weiteres auf den Knochen übertragen werden, da nicht nur eine bestimmte Struktur, sondern auch eine bestimmte Materialeigenschaft vorliegt. Eine „Erklärung für die Struktur“ kann die Materialeigenschaft nicht umgehen. Die Anwendung der Spannungsoptik setzt voraus, daß Profil, d. h. Konstruktion, und Belastungsart bekannt sind. Wenn als Profil der Frontalschnitt durch den Femur zugrunde gelegt wird, so muß das zu untersuchende Modell auch die entsprechende Kompakta- und Spongiosaverteilung aufweisen. Eine homogene Scheibe mit den Umrissen des proximalen Femurendes erfüllt die Bedingungen der Profiltreue nicht. Pauwels (1948, Bilder nicht veröffentlicht, jedoch beim Vortrag gezeigt) dürfte nach eigenen spannungsoptischen Versuchen an durchbrochenen Platten zur Aufklärung der Spongiosaarchitektur bekannt sein, daß der Spannungsverlauf in einer Gitterkonstruktion viel verwickelter als in einem homogenen Körper ist. Wenn es gelingt, in einer homogenen Scheibe Spannungsbilder zu erzeugen, die eine entfernte Ähnlichkeit mit der Spongiosaverteilung haben, so ist damit noch nicht der Nachweis erbracht, daß in der Spongiosa diese Spannungsverteilung tatsächlich vorliegt. Im Übrigen entspricht das Trajektorienbild des Kopfmodelles bei Kummer (1956, Abb. 4) in keiner Weise der Spongiosaausrichtung des Femurkopfes. Kummer stellt fest: „So können fast alle Einzelheiten des Spongiosabildes mit überraschender Ähnlichkeit im Trajektorienbild nachgeahmt werden“, und zwar „bei geeigneter Wahl der Belichtungszeit und der Gradation des Papieres“. Hierin liegt keine Beweisführung mehr, sondern allein die Erzeugung eines bestechenden, aber nicht einmal voll zutreffenden Bildes. Die Erklärung der Struktur darf aber auch nicht einen Teil eines

Knochens, nämlich das coxale Femurende, aus der Gesamtkonstruktion herauslösen (Kummer), um die Tatsache der nicht vorhandenen Einspannung bei der Beweisführung zu umgehen. Noch bedenklicher erscheint aber, nicht einmal die Gesamtkonstruktion des oberen Femurendes zum Ausgangspunkt der Untersuchungen zu machen, sondern wiederum nur einen Teil, nämlich den, der sich im Frontalschnitt oder Röntgenbild darstellt (vgl. Knese 1955b).

Mit dem Vorhandensein einer Konstruktion für eine maximale Belastung sind natürlich nicht alle anderen Belastungen ausgeschlossen. Sie dürfen nur nicht die Höhe der Maximallast erreichen und sind damit festigkeitstheoretisch uninteressant. Die Angabe Zeigers (1933) über die Einseitigkeit einer gerichteten Struktur für eine Last muß daher etwas eingeschränkt werden. Für die Annahme weiterer Belastungsmöglichkeiten darf nicht vergessen werden, daß aller Voraussicht nach die Zugfestigkeit des Knochens geringer ist als die Druckfestigkeit. Jedenfalls stehen beim kompakten Knochen 1025 kg/cm^2 Zugfestigkeit 1425 kg/cm^2 Druckfestigkeit gegenüber (Knese, Hahne und Biermann 1955). Darüber hinaus fällt auf, daß die queren Versteifungsbalken zwischen den Platten spinnwebenartig fein sind. Bei wahrscheinlich geringerer Zugfestigkeit steht auch sehr wenig Material zur Verfügung, das Zugspannungen aufnehmen kann. Diese Verhältnisse entsprechen den oben geschilderten theoretischen Tatsachen. Eine Verschiebung zwischen den Platten bei einer Biegung könnte also nur sehr gering sein. Im übrigen dürfte durch die Kürze des Femurhalses das Biegemoment, wenn es auftritt, sehr klein sein, so daß ähnliche Bedingungen wie in kurzen Knochen vorliegen.

Es tritt natürlich die Frage auf, welche Bedeutung ein derart kompliziertes System wie der Schenkelhals hat. Nun fällt auf, daß nur beim Menschen, den Anthropoiden und weniger stark bei den Carnivoren ein Schenkelhals vorkommt. Bei den schweren Huftieren liegt die Gelenkfläche am Schaftende und ähnelt sehr der des Humerus. Früher (Knese, 1950, 158/59) wurde dargestellt, daß es erst mit der Verlagerung der Rotatoren nach außen zur Ausbildung eines Schenkelhalses kommt. Der Schenkelhals ist ursprünglich eine kinematische Konstruktion, die das bogenförmige Herumschwingen der Beine ermöglicht, und zwar soweit, daß die Fußspuren fast in einer Geraden liegen. Tatsächlich zeigen diese Gangform auch die oben genannten Tiergruppen (der Affe auf dem Zweig, die Katze auf dem Dachfirst). Vergleichend-anatomisch hat R. Schmidt (1898) die Spongiosaarchitektur des oberen Femurendes untersucht.

Den Gedanken, der Schenkelhals übertrage Druck (vgl. oben), sprach schon Bähr (1897, 535) aus: „Die Kurvenanordnung (der Spongiosa) hat den Zweck, die Belastung des Gelenkkopfes unter möglichster Einsparung an

Material bei Wahrung größter Leistungsfähigkeit an die Diaphyse zu übertragen. Sie hat den Zweck, die auf den Kopf wirkende Belastung für die Diaphyse möglichst in eine axial wirkende Kraft umzuwandeln“. Mit diesen Ausführungen bleibt Bähr, ohne sich darauf zu beziehen, auch in dem Rahmen, den v. Meyer für die Spongiosa abgesteckt hat. Hagen (1909) nimmt ebenfalls eine Druckübertragung an.

Fortsetzung der Belastungsberechnung

Es ist also nun der Versuch zu unternehmen, den Femurhals als Drucküberträger anzusehen und unter diesem Gesichtspunkt die Belastungsuntersuchung zu Ende zu führen. Wenn das proximale Femurende eine Druckkonstruktion ist, dann dürfte die bisher durchgeführte Belastungsuntersuchung als Fehlhebel zutreffen, und es kann nunmehr an die Untersuchung der Druckkräfte herangegangen werden. Als Druckkräfte sind aber nach der Erörterung der Bedeutung der Spongiosaarchitektur nicht nur die Längskomponenten P_z der Beckenresultierenden zu berücksichtigen, wie das noch bei der Konstruktion nach dem Modus der Einspannung geschehen ist. Es muß die Gesamtgröße der Beckenresultierenden von 503 kg (Abb. 2) in Rechnung genommen werden, so daß die maximale Drucklast 923 kg beträgt. Sie wird in Querschnitt II auf 904,5 kg herabgesetzt. Ebenso ist als Reaktionskraft die Unterschenkelresultierende von 782 kg einzusetzen. Dann tritt zwischen Druckbelastung und Stützkraft eine Differenz von 122,5 kg auf. Da diese Differenz z. B. beim Sprunggelenk nicht erscheint, worüber noch berichtet wird, ist auch sie auf die geschilderte Experimentalanordnung zurückzuführen, die unvermeidbar war, da eine gleichzeitige Sicherung von Sprung- und Kniegelenk nicht gelang.

Nun gelten die Euler-Formeln nicht unbeschränkt. Wie ausinandergesetzt, treten die Erscheinungen der Knickung erst bei einer gewissen Höhe des belasteten Körpers auf. Zur Charakterisierung der Höhe dient die Schlankheit oder der Schlankheitsgrad

eines Stabes, das dimensionslose Verhältnis $\lambda = \frac{1}{i} = \frac{\text{Knicklänge}}{\text{Trägheitsradius}}$

Der Trägheitsradius ist der Abstand eines Flächenstreifens von einer Achse, der das gleiche Trägheitsmoment wie die ursprüngliche Querschnittsfläche hat. Die „Schlankheit“ gibt also ein bestimmtes Verhältnis von Länge und Querschnitt eines Körpers an. Von kurzen Stäben wird gesprochen, wenn dieses Verhältnis bei Holz unter 1,8, Gußeisen 5 und Flußstahl 10 beträgt, von mittelschlanken

Stäben desselben Materials beträgt es dann bis 100, 80 und 105. Erst darüber folgen die sehr schlanken Stäbe, die nach Euler zu berechnen sind. Die hier untersuchten Knochen (Abb. 8) haben eine Schlankheit zwischen 50 und 100, nur eine Ulna übersteigt 100. Damit könnte wohl in Anlehnung an die genannten Zahlen mit mittelschlanken Stäben gerechnet werden.

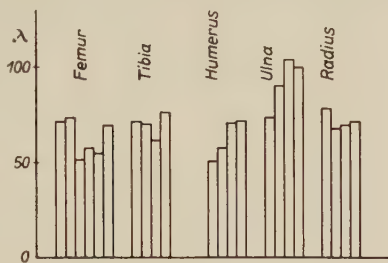


Abb. 8. Schlankheitsgrad $\lambda = \frac{1}{i}$ der Extremitätenknochen.

Der genaue Grenzwert für die Schlankheit ist über die Knickspannung zu bestimmen. Die Knickspannung σ_k ist als Druckspannung gleichmäßig über den Querschnitt verteilt und herrscht unmittelbar vor dem Ausknicken. σ_k kann nun unabhängig von der Schlankheit im elastischen Bereich ($\sigma_k < \sigma_p$), bei mittleren Stäben im plastischen Bereich ($\sigma_k > \sigma_p$, $\sigma_k < \sigma_s$) und schließlich bei kurzen gedrungenen Stäben im überelastischen Bereich liegen. Über die Knickspannung kann dann der Gültigkeitsbereich der Euler-Formeln festgelegt werden. Der Grenzwert der Schlankheit für die Berechnung nach

Euler ist mit $\min \lambda = \pi \sqrt{\frac{E}{\sigma_p}}$ angesetzt

Der Zusammenhang zwischen σ_k und λ , dargestellt durch $\sigma_k = \frac{\pi^2 E}{\lambda^2}$ gibt die Knickspannungslinie, eine kubische Hyperbel (Euler-Hyperbel). Aus dem danach berechenbaren Diagramm kann für jede Schlankheit die Knickspannung abgelesen werden. Nach Multiplikation mit der Querschnittsfläche ergibt sich die Knicklast. Da die Euler-Gleichungen aus der Differentialgleichung der Biegelinie gewonnen werden und auf dem Hookeschen Gesetz basieren, trifft diese Knickspannungslinie nur für den Proportionalitätsbereich zu. Damit ergibt sich der oben angeführte Grenzwert für die Schlankheit $\min \lambda = \lambda_p$. Im allgemeinen liegt die Schlankheit unter λ_p . Für die Berechnung der mittelschlanken Stäbe haben sich in der Technik zwei Verfahren eingebürgert, das ω -Verfahren ($\omega = \frac{\sigma_{zul}}{\sigma_{d zul}}$, σ_{zul} die zulässige Normalspannung, $\sigma_{d zul}$ die von der Schlankheit abhängige zulässige Druckspannung, wobei $\sigma_{d zul} < \sigma_{zul}$) und das Verfahren nach Tetmajer, das mit Erfahrungstatsachen arbeitet.

Tetmajer-Engesser-Kármán untersuchten das Knicken im plastischen Bereich. Für Stahl ergab sich, daß mit der Euler-Formel gerechnet werden kann, wenn nicht der konstante Elastizitätsmodul E des Hookeschen Gesetzes, sondern der mit der Spannung veränderliche Knickmodul E^* eingesetzt wird: $\sigma_k = \frac{\pi^2 E^*}{\lambda^2}$. Ob dieser sehr einfache Weg für den Knochen beschritten werden kann, ist nicht ohne weiteres festzustellen. Es soll jedenfalls einmal geprüft werden, welche Knickspannung bzw. Knicklast für den

Knochen unter dieser Annahme berechnet werden kann. Im Druckversuch erweist sich der Knochen als ein spröder Stoff, bei dem bis zum Bruch annähernd Proportionalität vorliegt. Dagegen zeigt sich im Biegeversuch, daß mit einem Fließbereich zu rechnen ist. Obwohl im Knicken Drucklasten abzuhandeln sind, ist das Entscheidende die gleichzeitige Durchbiegung, das Ausknicken durch die gegebenen Fehlhebel. Es schien daher angebracht, mit dem Elastizitätsmodul E^* zu rechnen, der sich im Augenblick des Biegebruches findet.

Variationsstatistisch konnten für E^* (Knese, Hahne und Biermann, 1955) vier Kollektive wahrscheinlich gemacht werden, wobei die Masse der Femora im dritten Kollektiv mit einem Zentralwert von $76\,000\text{ kg/cm}^2$ und einer Variationsbreite von $\pm 17\,000$ enthalten war. Für die Schlankheit kann ein Mittel von 63 angenommen werden. Dann ergibt sich für das dritte Kollektiv $\sigma_k = 189\text{ kg/cm}^2$. Bei einer durchschnittlichen Querschnittsfläche im mittleren Femurbereich von $4,75\text{ cm}^2$ würde die Knicklast 898 kg betragen. Für die Berechnung der Knicklast wurden noch andere Wege beschritten. Unter anderem wurde davon ausgegangen, daß mit der Drucklast eine Biegung verbunden ist. Auf diesem Wege erfolgte die Aufstellung der Navierschen

(Schwarzschen) Knickformel: $P_K = F \frac{\sigma}{1 + \kappa \cdot \lambda^2}$. Hierbei bedeutet (in Klammern die unten benutzten Werte): F = Querschnittsfläche ($4,75\text{ cm}^2$),

σ = die zulässige Druckspannung, λ = die Schlankheit $= \frac{l}{i}$, l = die Länge ($45,6\text{ cm}$), i = den Trägheitsradius ($0,904\text{ cm}$) und κ = den Zerknickungskoeffizient. Da es bei vorliegender Berechnung auf die Feststellung der Sicherheit ankommt, soll für σ der Zentralwert des dritten Kollektivs der Druckspannungen mit 1730 kg cm^{-2} eingesetzt werden, das $46,65\%$ der Femurversuche Raubers enthält (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). κ stellt einen Erfahrungskoeffizienten dar, der sich mit der Schlankheit verändert. Für Holz geben Laisle und Schübler $\kappa = 0,0002$, v. Tetmajer $\kappa = 0,0001 \sqrt{0,05 \lambda - 0,80}$ an (nach Bach, 1920, 324, 329). Mit dem ersten Wert ist $P_K = 5440$, mit dem zweiten 7700 kg . A. Schmidt (1915) bezieht sich auf eine andere Bestimmung von κ nach Krohn (1885):

$$\left[\kappa = \frac{1}{8} \frac{1}{E} = \frac{1}{8} \cdot \frac{1730}{129\,000} = 0,001675 \right].$$

Damit ergibt sich der Wert von 1562 kg , der annähernd dem von Schmidt mit 1537 kg entspricht. Es besteht weiterhin die Möglichkeit, eine Erfahrungsfomel von v. Tetmajer (Föppl, 1951, 252) anzuwenden, die ebenfalls

Druck und Biegung berücksichtigt: $P_K = aF - b \frac{1 \cdot F}{i}$. Hierbei sind a und b

Konstanten, die in Versuchen zu ermitteln sind. In Anlehnung an die Versuche an Hölzern könnte $b = 1,94\text{ kg cm}^{-2}$ gesetzt werden, obwohl die Biegefestigkeit des Holzes kleiner als die des Knochens ist. a ist bei Holz 293 kg cm^{-2} , hierfür soll 1730 kg cm^{-2} eingesetzt werden. Dann ergibt sich $P_K = 6000\text{ kg}$.

Diskussion

Die vorstehenden Ausführungen zeigen, daß mathematisch nicht nur eine Belastungsberechnung nach dem Modus des Kranes möglich ist. Genauso läßt sich die Rechnung unter der Voraussetzung der Knickung bei Lagerung in zwei Gelenken durchführen. Diese Berechnungsweise ging von den Lagerungsverhältnissen in den Gelenken aus. Ihr Ergebnis ließ sich bereits grob, besonders in dem großen sagittalen Biegemoment, mit der Form der Kompaktaröhre parallelisieren. Sie ist nun weiterhin durch Bestimmung des Sicherheitsfaktors zu überprüfen. Wenn sich in dem technisch zu fordernden Rahmen genügende Sicherheit ergibt, dürfte nicht nur die Brauchbarkeit der entwickelten Näherungslösung nachgewiesen sein. Damit wäre dann auch die Kranhypothese im Ausschlußverfahren als unzutreffend erwiesen, da sich unter der Voraussetzung zweier so grundverschiedener Belastungsannahmen nicht die gleiche Sicherheit ergeben kann. Ein hinreichender Sicherheitsfaktor ist auch als Bestätigung der Kraftgrößen aufzufassen, die an den künstlichen Muskeln im statischen Experiment gemessen wurden (Knese 1955a, 1956). Die Prüfung auf Sicherheit kann einmal als Tragfähigkeitsnachweis über die Knicklast bzw. die Biegemomente oder im engeren Sinne als Spannungsnachweis erfolgen.

Bei der Diskussion der Knicksicherheit ist zu bedenken, daß die Drucklast vom Hüftgelenk an mit 503 kg auf das Maximum 926 kg anwächst. Nach den verschiedenen Berechnungsweisen ergeben sich für die Maximallast folgende Sicherheitsfaktoren: mit $E^* = 0,97$, mit der Navierchen Formel und α nach Laissle und Schübler = 5,87, nach v. Tetmajer = 8,32, nach Krohn = 1,687, nach der Formel von v. Tetmajer = 6,48. Mit der Forderung eines Sicherheitsfaktors zwischen 2,5 und 5,0 würde der erste und vierte Wert unzureichend sein, während die drei übrigen etwas über dem Sicherheitsbereich liegen. Hierfür ist die Anwendung der α -Werte des Holzes verantwortlich zu machen. α müßte für den Knochen experimentell bestimmt werden. Ähnlich müßte für die Formel von v. Tetmajer b experimentell untersucht werden. Bei Verwendung beider Formeln könnten dann brauchbare Werte errechnet werden. Dabei müßte auch σ_k entsprechend der Schlankheit λ eingesetzt werden (s. o.).

Nach den Abmessungen liegen im Knochen mittelschlanke Stäbe vor. Das Ergebnis vorstehender Berechnung der Knicklast ist durch die mangelhaft gesicherte Berechnungsgrundlage nicht voll

befriedigend. Es muß aber auch geprüft werden, ob beim Knochen noch weitere Vorgänge während des Knickens zu berücksichtigen sind. Vor allem ist daran zu denken, daß die Knicklast von proximal nach distal um 423 kg ansteigt. In den jeweils aufeinanderfolgenden Querschnitten müßte also mit einer anderen Knicklast die Knickspannung berechnet werden. Die Annahme einer konstanten Knicklänge ist offensichtlich eine Idealisierung, deren Berechtigung angezweifelt werden muß. Wenn in verschiedenen Querschnitten mit anderen Knicklasten gerechnet werden muß, so gilt für diese Querschnitte auch eine andere Knicklänge. Knicklänge und Knicklast können bereits damit verändert werden, daß ein Stab an irgendeinem Punkte durch eine Stütze drehbar an der seitlichen Verschiebung gehindert wird. Erfolgt diese Fixierung in der Mitte, verkürzt sich die Knicklänge auf $\frac{1}{2}$ und damit steigt die Knicklast auf das Vierfache an. Wird der Stab durch zwei Stützen in drei Anteile unterteilt, wächst die Knicklast auf das Neunfache, bei drei Stützen entstehen vier Teile, und es ergibt sich die 16fache Knicklast. Die Knicklast steigt im Quadrat derjenigen Teile an, in die eine ursprüngliche Länge durch Zwischenstützen unterteilt wurde. Diese Möglichkeiten werden als höhere Knicklasten bezeichnet und gelten offensichtlich für die Extremitätenknochen. Durch die mit Hilfe des EMG (vgl. Knese 1953/4) nachgewiesene statische Leistung der Muskulatur ist beim Knochen durch die über seine ganze Länge verteilten Muskelansätze mit einer vielfachen Zwischenstützung zu rechnen und einer dementsprechenden Steigerung der Knicklast. Wie weit hier die Knicklast erhöht wird, ist wohl kaum abzuschätzen.

Über die Bedeutung der Muskelspannung wird in einer weiteren Veröffentlichung über die „Materialstruktur des Knochens“ noch diskutiert. Diese Muskelspannung setzt bei Erwartung einer Belastung ein. Sie dürfte auch die Kraftleistung der Artisten und Gewichtheber verständlich machen, die sicher zum Teil psychologisch zu beurteilen ist. Es ist von dieser Seite her nicht auszuschließen, daß ein Versagen der Knochenkonstruktion, ein Bruch, im allgemeinen ein Überraschungsmoment, eine nicht angespannte Muskulatur voraussetzt, es sei denn, daß das Trauma eine ungewöhnliche Größe erreicht. Das Zusammenwirken von Knochen und Muskeln mahnt zur Vorsicht bei der Beurteilung aller jener Ergebnisse, die bei Festigkeitsversuchen an herausgeschälten Knochen gewonnen werden.

Die Verhältnisse der Knickung sind in ihrer rechnerischen Erfassung derart unsicher, daß zur Prüfung der Sicherheitsfrage auch andere Wege beschritten werden müssen. Vor allem ist ein Tragfähigkeitsnachweis im Vergleich zwischen dem errechneten Biegemoment und den experimentell bestimmten Bruchmomenten (Knese, Hahne und Biermann 1955) durchzuführen. Da beide Werte bei Lagerung in zwei Gelenken gewonnen wurden, sind sie unmittelbar vergleichbar.

Als maximales Biegemoment in der Sagittalebene wurden 950 kg cm berechnet. Die variationsstatische Untersuchung der Bruchmomente (Knese, Hahne und Biermann 1955) ergab im mittleren Kollektiv II einen Zentralwert von 3175 kg cm mit den Grenzwerten $\pm 862,5$. Dieses Kollektiv enthält 55% der Femurbruchversuche, und nur 45,5% der untersuchten Personen waren über 50 Jahre alt. Mit dem Zentralwert läßt sich für das maximale Biegemoment der Sicherheitsfaktor $r = 3,34$ errechnen. Das würde dem geforderten Sicherheitsfaktor von 1,8 bis 3 entsprechen. Für das Kollektiv I (Zentralwert 1525 kg cm) beträgt der Sicherheitsfaktor 1,605 und für das Kollektiv III (Zentralwert 5160 kg cm) 5,44. Für das Kollektiv II und III der Bruchmomente wäre also die Forderung der genügenden Sicherheit erfüllt.

Es bliebe nur noch die Frage, ob die der Berechnung zugrunde gelegte Stellung und die in ihr aufgebrachte Kraft eine maximale Belastung darstellt. Der einbeinige Stand mit Balancieren des Oberkörpers auf einem annähernd bis zur Horizontalen gebeugten Oberschenkel, und zwar auf senkrechtem Unterschenkel, erweist sich in Selbstversuchen gerade noch als möglich, so daß wohl schon eine fast maximale normale Belastung angenommen werden kann. Bei Zusatzlasten, z. B. dem Tragen von Gewichten, wird der Oberschenkel im allgemeinen nicht bis zur Horizontalen, vor allem nicht bei senkrechtem Unterschenkel gebeugt, da das auftretende Kippmoment recht erheblich wäre. Es ist in diesem Zusammenhang aber auch an die Gewichtheber zu denken, die aus der Kniebeuge heraus das Gewicht stemmen (Weltrekord im Schwergewicht beidarmig z. Z. 152,5 kg). Hier handelt es sich um ungewöhnlich kräftige Menschen, die sicher zum Kollektiv III der Bruchmomente oder gar zu einem höheren gehören, wenn die Möglichkeit nicht vergessen wird, daß die Bruchmomente an Knochen Verstorbener bestimmt wurden, bei denen voraussichtlich nicht mehr die maximale Festigkeit vorhanden ist.

Bei dem Spannungsnachweis werden sowohl die Spannungen durch den Fehlhebel des Biegemomentes als auch die in der Form einer Drucklast eingesetzte Knicklast berücksichtigt. Die Bedingungen der Knickungen ergeben sich ja bekanntlich durch eine Drucklast bei entsprechender Länge des belasteten Körpers. Im anatomischen Schrifttum werden häufig die Spannungen durch Biegung von denen durch Drucklast unterschieden. Das ist unzutreffend. Das Spannungsgefüge im Sinne eines Kraftfeldes innerhalb eines Körpers entsteht durch die Gesamtheit der einwirkenden äußeren Kräfte. Das Spannungsgefüge bei Biegung ist nur verwickelter als das bei reinem Druck oder Zug, da gleichzeitig Zug-, Druck- und Schubspannungen vorhanden sind. Ganz anders ist jedoch die Frage zu beurteilen, welche Festigkeitseigenschaften ein Körper hat. Hierbei ist dann zwischen Zug-, Druck- und Biegefestigkeit zu unterscheiden. Im übrigen ist für den Knochen die Biegebelastung nicht besonders „gefährlich“, da die Biegefestigkeit größer ist als die Druck- und Zugfestigkeit (Knese, Hahne und Biermann, 1955). Bei einer Spannungsberechnung wird zunächst für alle Belastungsarten gleiche Festigkeit angenommen. Die Materialeigenschaften sind anschließend zu berücksichtigen.

Es möge nunmehr das Spannungsbild näher verfolgt werden. Die Spannungsberechnung kann der Aufteilung folgen, die bei der Berechnung der Belastung durchgeführt wurde, nämlich Biegung in der Sagittalen, Biegung in der Frontalen und Druck (Abb. 9). Die für die drei Belastungsformen sich ergebenden Spannungen sind als Vektoren geometrisch zu addieren, so daß sich eine resultierende Spannung ergibt. Weiterhin soll das Spannungsgefüge nur für einzelne Querschnitte berechnet werden. Nach technischen Regeln wäre nur der gefährdete Querschnitt zu untersuchen, der durch Mb_{\max} bestimmt ist. Da aber die Querschnittsform innerhalb des Femur wechselt und auf Grund dieser Spannungsberechnung eine Strukturdeutung versucht werden soll, müssen auch darunter und darüber gelegene Querschnitte durchgerechnet werden.

Die Biegespannung ergibt sich nach $\sigma_b = \frac{Mb}{J} \cdot y$. y ist der Abstand einer beliebigen Faser von der 0-Linie. Wird der Abstand e der äußersten Faser eingesetzt, so ergibt sich der Quotient $\frac{J}{e} = W$, das Widerstandsmoment.

Die Formel $\sigma_{\max} = \frac{Mb}{W}$ gibt dann die Maximalspannung an.

Als erster Femur soll L 14 ♂ 79 J. dargestellt werden (Abb. 9; nähere Angaben über das Knochenmaterial in Knese, Hahne und Biermann, 1955). Das maximale Biegemoment in der Sagittalen entspricht ungefähr der Querschnittshöhe 4. In den topographischen Strukturuntersuchungen

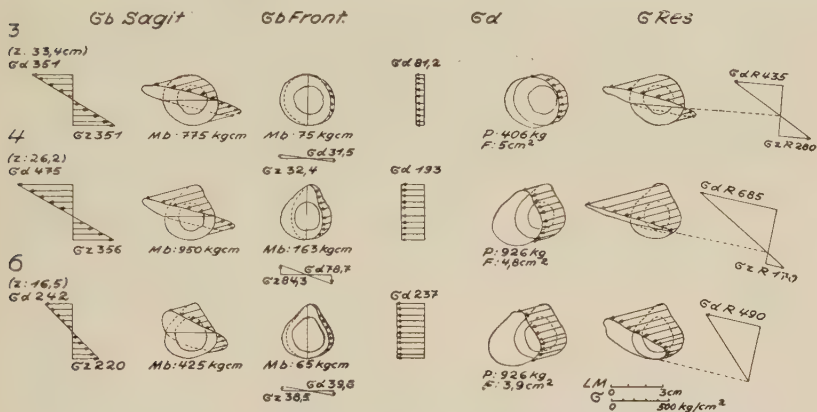


Abb. 9. Graphische Untersuchung der Spannungen an den Querschnitten des Femur L 14 ♂ 79 J. in den drei Querschnittshöhen 3, 4 und 6 (in den topographischen Strukturuntersuchungen von Knese, Ritschl, Voges, 1954 wurde die Länge eines Knochens in zehn gleiche Teile unterteilt, die als Querschnittshöhe bezeichnet werden). z = Entfernung des Querschnittes vom Kniegelenk; σ_b Sagit. = Biegespannung in der Sagittalebene wiedergegeben als Spannungsdiagramm und Spannungskörper; σ_b Front. = das Gleiche in der Frontalebene; Mb = Biegemoment; σ_d = Druckspannung als Spannungsdiagramm und Spannungskörper; P = Drucklast; F = Querschnittsfläche; σ_{Res} = Bildung der resultierenden Spannung durch geometrische Addition der drei Spannungen als Spannungskörper und Spannungsdiagramm; LM = Längenmaßstab; σ = Spannungsmaßstab.

(Knese, Ritschl u. Voges, 1954) wurde ein Knochen in zehn gleiche Abschnitte unterteilt, die Querschnittshöhe genannt werden. Bei einem Biegemoment von 950 kg cm und einem Trägheitsmoment von $3,6 \text{ cm}^4$ errechnet sich eine maximale Druckspannung $\sigma_d = 475 \text{ kg/cm}^2$ auf der Dorsalseite und eine Zugspannung $\sigma_z = 356 \text{ kg/cm}^2$ auf der Ventralseite (Abb. 9). Beide sollen durch die 0-Linie hindurch geradlinig miteinander verbunden werden, wobei angenommen wird, daß diese 0-Linie durch den Schwerpunkt der Querschnittsfläche geht. Neben dieses Spannungsdiagramm wurde der Spannungskörper gesetzt. In dem Spannungskörper werden die entsprechenden Spannungsvektoren in Parallelprojektion auf den Randfasern aufgetragen.

Die gleiche Berechnung und Konstruktion ist für die Frontalebene durchzuführen, bei der die 0-Linie sagittal durch den Schwerpunkt verläuft. Das Biegemoment beträgt 163 kg cm, das Trägheitsmoment $2,9 \text{ cm}^4$, so daß eine tibiale Druckspannung $\sigma_d = 78,7$ und eine fibuläre Zugspannung $\sigma_z = 84,3 \text{ kg/cm}^2$ zu errechnen ist. Schließlich ist noch die reine Druckspannung zu bestimmen, die bei einer Last $P = 926 \text{ kg}$ und einer Fläche von $4,8 \text{ cm}^2$ nach $\sigma_d = \frac{P}{F} = \frac{926}{4,8} = 193 \text{ kg/cm}^2$ beträgt. Auch diese Druckspannung wurde als Diagramm und Spannungskörper eingezeichnet, obwohl selbstverständlich die Druckspannung auf allen Flächenteilen gleich groß ist.

Diese drei Normalspannungen σ sind nunmehr geometrisch wie Kräfte zu der resultierenden Spannung σ_{Res} zu addieren. Das ergibt eine 0-Linie, die in der ventralen Wand des Femur von fibular wenig dorsal, nach tibial wenig ventral verläuft. Die sehr große dorsale Druckspannung beträgt $\sigma_d_{\text{Res}} = 685 \text{ kg/cm}^2$ und die ventrale Zugspannung $\sigma_z_{\text{Res}} = 170 \text{ kg/cm}^2$. σ_{Res} wurde ebenfalls als Spannungskörper und Diagramm dargestellt.

Die gleichen Konstruktionen sind für die Querschnittshöhen 3 und 6 durchgeführt worden (Abb. 9). In der Querschnittshöhe 3 ist die endgültige 0-Linie von σ_{Res} nur wenig nach ventral verschoben und wenig gedreht. Druckspannung $\sigma_d_{\text{Res}} = 435$ und Zugspannung $\sigma_z_{\text{Res}} = 280 \text{ kg/cm}^2$ zeigen eine geringere Differenz als im Querschnitt 4. In der Querschnittshöhe 6 ist die 0-Linie an die ventrale Kante bei gleichartiger Drehung wie im Querschnitt 4 gerückt, so daß nur noch eine Druckspannung von $\sigma_d_{\text{Res}} = 490 \text{ kg/cm}^2$ vorhanden ist.

Ein Vergleich der Biegemomente, Trägheitsmomente und der sich ergebenden Maximalspannungen in der Sagittalen soll die Bedeutung der Querschnittsform nachweisen:

	<i>Mb</i>	<i>J</i>	σd_{sag}
3	775 kg cm	3,2 cm ⁴	351 kg/cm ²
4	950 kg cm	3,6 cm ⁴	475 kg/cm ²
6	425 kg cm	2,9 cm ⁴	242 kg/cm ²

Es ergibt sich ein eigentümliches Parallelgehen der Größe des Trägheitsmomentes und der berechneten Biegemomente in den verschiedenen Querschnitten (s. u. Körperform gleicher Festigkeit). Nun ist weiter die Drehung der 0-Linie für die resultierenden Spannungen sehr auffällig. Der Vergleich mit den Trägheitsmomenten zeigt eine gleiche Drehung. Die Achse des größten Trägheitsmomentes verläuft bei allen Querschnitten der Femora L 14 und L 17 (Knese, Hahne und Biermann 1955, Abb. 5 und 6) und beim Femur L 6 mit Ausnahme des Querschnittes 6 ebenfalls in der Richtung von fibular-dorsal nach tibial-ventral. Daraus ist zu schließen, daß die mit Federwaagen gemessenen Kraftwerte ein weitgehend den wirklichen Muskelkräften entsprechendes Bild ergeben haben, da ein unmittelbar aus der anatomischen Gegebenheit errechneter Wert, das Trägheitsmoment *J* des Querschnittes, eine gleiche Hauptbelastungsrichtung ergibt. Weiterhin ist aber zu folgern, daß die angenommene Belastungsform, Knickung mit Lagerung in zwei Gelenken, als Fehllebel Biegemomente, sowie Möglichkeit der Aufteilung der Kräfte in Komponenten berechtigt ist.

Die resultierende Spannung hätte natürlich noch auf einem anderen Wege errechnet werden können. Für den einzelnen Querschnitt müßte dazu das resultierende Biegemoment und seine Ebene bestimmt werden. Dann ist eine einfache Biegeberechnung ohne Addition möglich. Da aber diese resultierende Biegerichtung offensichtlich von Querschnitt zu Querschnitt etwas wechselt, wurde darauf verzichtet.

Um die Bedeutung des Querschnittes zu erkennen, mögen die Spannungen des Femur L 14 mit einem anderen Femur, L 6 ♂ 43 J., an dem die topographische Knochenstruktur untersucht wurde (vgl. Knese, Ritschl und Voges, 1954), verglichen werden (Abb. 10).

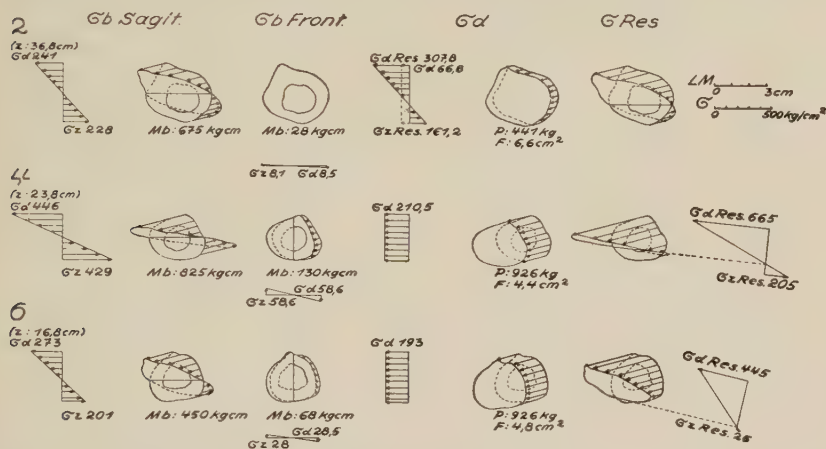


Abb. 10. Graphische Untersuchung der Spannungen an Querschnitten des Femur L 6 ♂ 43 J. (an diesem Individuum wurde die topographische Strukturuntersuchung von Knese, Ritschl, Voges, 1954, vorgenommen). Bezeichnungen wie in Abb. 9

Dieser Femur weicht nämlich insofern von L 14 etwas ab, als die Achse der Hauptträgheitsmomente nicht annähernd frontal, sondern sagittal, und zwar wechselnd gedreht verläuft (vgl. Knese, Hahne und Biermann 1955). Im Querschnitt 4, der etwas weiter distal liegt als bei L 14, beträgt das sagittale Trägheitsmoment nur $2,5 \text{ cm}^4$. Bei einem Biegemoment von 825 kg cm ist eine dorsale Druckspannung $\sigma_d = 446 \text{ kg/cm}^2$ zu errechnen, die nur wenig kleiner ist als beim Femur L 14 mit einem größeren Biegemoment, und eine wesentlich größere Zugspannung $\sigma_z = 429 \text{ kg/cm}^2$. Auch in der resultierenden Spannung erreicht die Druckseite fast die Werte von L 14, nämlich $\sigma_d \text{ Res} = 665$, die Zugspannungswerte sind wiederum etwas höher, $\sigma_z \text{ Res} = 205 \text{ kg/cm}^2$. Der etwas weiter proximal gelegene Querschnitt 2 ergibt natürlich kleinere Spannungen, $\sigma_d \text{ Res} = 307,8$ und $\sigma_z \text{ Res} = 161,2 \text{ kg/cm}^2$. Die 0-Linie ist nicht aus der Frontalen

herausgedreht, nur etwas nach ventral verschoben. Im Querschnitt 6 hat die 0-Linie fast den ventralen Querschnittsumfang erreicht und verläuft wiederum von fibular-dorsal nach tibial-ventral.

Den Einfluß der Querschnittsformen zeigen noch zwei weitere Beispiele, der abgeplattete Femur L 17 und der rachitische L 19 (Abb. 11; vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). Bei L 17

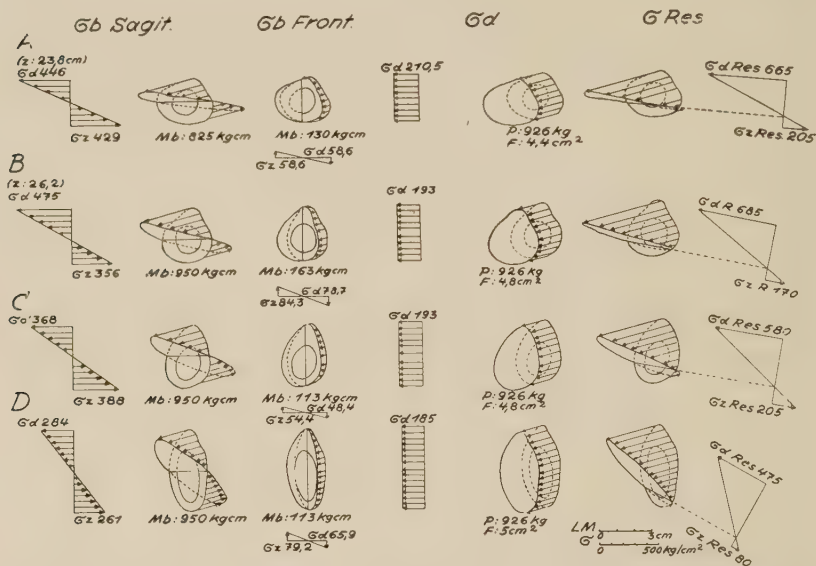


Abb. 11. Darstellung der Bedeutung der Querschnittsform und damit des Widerstandsmomentes für die Höhe der resultierenden Spannungen an den mittleren Querschnitten folgender vier Femora: A: L 6 ♂ 43 J. Querschnittshöhe 4; B: L 14 ♂ 79 J. Querschnittshöhe 4; C: L 17 (großer Sammlungs-femur, seitlich abgeplattet); D: L 19 (rachitischer Femur). Bezeichnungen wie in Abb. 9.

beträgt das maximale Trägheitsmoment 4,65 und beim rachitischen 8,2 cm⁴. Unter der Annahme der gleichen Belastung bei annähernd gleicher Querschnittsfläche sinkt bei L 17 σ_d sag auf 368 und σ_z sag steigt auf 388 kg/cm². Beim rachitischen Femur sinken beide erheblich auf σ_d = 284, σ_z = 261 kg/cm². Eine Senkung zeigen ebenfalls die resultierenden Maximalspannungen, L 17: σ_d Res = 580 und der rachitische 475 kg/cm². Durch die Querschnittsform wird die Spannung herabgesetzt. Femur 6 hatte einen annähernd rundlichen Querschnitt, L 14 einen dreieckigen, und 17 sowie 19 nähern sich einer Ellipse an (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). Der Femur L 17 ist groß und kräftig und hat wohl dementsprechend zu einem großen und schweren Individuum gehört. Da eine Veränderung der Querschnittsform mit Spannungserniedri-

gung auftritt, ist anzunehmen, daß bei wahrscheinlich annähernd gleichen Festigkeitseigenschaften auf diese Weise die Belastung, die wahrscheinlich größer ist als hier angenommen wurde, abgefangen wird. Etwas anders sind die Verhältnisse beim Rachitischen zu deuten. Hier tritt eine Veränderung der Querschnittsform auf, da durch die Erkrankung aller Voraussicht nach die Festigkeit geringer ist als beim Normalen.

Nach der Berechnung der Maximalspannungen ist nun die Bestimmung des Sicherheitsgrades im engeren Sinne möglich. Die errechnete scheinbare Maximalspannung betrug für den Femur L 14 ♂ 79 J. auf der Druckseite 685 kg/cm^2 . Bei den Biegebruchversuchen liegt die Masse der Femora (57,9%) im Kollektiv IV der maximalen Biegespannungen σ_{max} . Mit $1780 \pm 180 \text{ kg/cm}^2$ ergäbe sich ein mittlerer Sicherheitsgrad $\nu = 2,6$. Es wird also der theoretisch geforderte Wert von 1,8 bis 3,0 erreicht.

Es besteht weiterhin Veranlassung, dazu Stellung zu nehmen, ob nicht nur die Materialverteilung entlang der Kompaktaröhre, wie sie oben skizziert wurde, sondern auch die Materialeigenschaft entsprechend dem örtlichen maximalen Spannungsgefüge sich verändert. Topographische Untersuchungen der Festigkeit innerhalb eines Skelettstückes wurden von Maj am Rinde (1937, 1938, 1942) und am Menschen von Evans und Lebow (Femur, 1951) sowie Calabrisi und Smith (Tibia, 1951) durchgeführt. Um hier diese Frage zu prüfen, wurden jeweils vier Stücke aus der Kompakta der rechten Femora eines 54jährigen und eines 70jährigen Mannes¹ auf Druckfestigkeit untersucht. Das Spannungs-Dehnungsschaubild vom Femur des 70jährigen (Abb. 12, ähnlich liegen die Verhältnisse beim 54jährigen, vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955, Abb. 39) zeigt eine ähnliche Verlaufsweise im zweiten und dritten Viertel. Das vierte distale Viertel ergibt eine erheblich größere Dehnung, was beim 54jährigen nicht der Fall war. Bei beiden Individuen hat das Spannungs-Dehnungsschaubild des ersten proximalen Viertels einen ganz anderen Verlaufsscharakter. Es deutet ein Fließen an, während die anderen Probekörper sich mehr wie spröde Stoffe verhalten. Einen kaum noch als Fließbereich zu bezeichnenden Kurventeil besitzt das vierte Viertel jenseits der Spannung 509 kg cm^{-2} .

¹ Von S. Titschack nach Fertigstellung des Manuskriptes ermittelte Werte an zwei weiteren Femora (♀ 53 J., ♂ 48 J.) werden als Bestätigung in den Tabellen mit angegeben.

Der Beginn dieses Bereiches war im Versuch durch ein deutlich hörbares Knistern ausgezeichnet, so daß mit einem teilweise zerstörten Materialgefüge zu rechnen ist.

Die Bruchspannung (vgl. Tab. 1) nimmt vom proximalen Viertel zu dem mittleren zu und dann nach distal erheblich ab. Umgekehrt verhält sich der Elastizitätsmodul. Das distale Femurviertel des

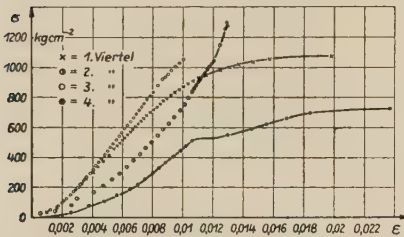


Abb. 12. Spannungs-Dehnungsschaubild für die vier Viertel eines rechten Femurschaftes von einem 70jährigen Mann

70jährigen zeigt allerdings eine erhebliche Senkung des Elastizitätsmoduls. Diese Werte haben nur orientierende Bedeutung, da gezeigt werden konnte (Knese, Hahne und Biermann, 1955), daß alle Festigkeitsdaten einer variationsstatistischen Untersuchung zuzuführen sind. Den eigenen Versuchen können die Untersuchungen auf Zugfestigkeit von Evans

und Lebow (1951) zur Seite gestellt werden. Nach diesen Autoren hat das proximale Drittel des Femur die niedrigste durchschnittliche Zugfestigkeit (792 kg cm^{-2}) und den niedrigsten Elastizitätsmodul ($137800 \text{ kg cm}^{-2}$), das mittlere Drittel dagegen die höchste Zugfestigkeit (848 kg cm^{-2}) und den höchsten Elastizitätsmodul ($148400 \text{ kg cm}^{-2}$) und zeigt die größte prozentuale Verlängerung (1,27%). Das distale Drittel hat eine Zugfestigkeit von 825 kg cm^{-2} und einen Elastizitätsmodul von $145500 \text{ kg cm}^{-2}$.

Bei der Beurteilung der Festigkeit im Vergleich zur Belastung muß auch auf die Bruchlast P zurückgegriffen werden. Sie geht der aufgeführten Bruchspannung σ_B durch die wechselnde tragende Flächengröße nur annähernd parallel. Aus den oben angeführten Gründen über die Beziehungen zwischen Länge des Probekörpers und Festigkeit könnte angenommen werden, daß der tatsächlich in die Kalkulation einzusetzende Wert nur 70% der Bruchlast (s. oben) beträgt. Diesem Wert ist dann die errechnete Druckbelastung im Sinne einer Untersuchung auf Tragfähigkeit gegenüberzustellen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Drucklast durch die Annahme punktförmig ansetzender Muskeln im Querschnitt III einen Sprung auf die maximale Höhe von 926 kg macht. Darüber beträgt die Drucklast nur 406 kg (Abb. 2), die für das proximale Viertel einzusetzen und wahrscheinlich zu niedrig ist. Mit diesen Werten ergeben sich Sicherheitsfaktoren in den proximalen drei

	P			70% P			E		σ		v_1		v_2	
	♂ 70	♂ 54	♀ 54	♂ 70	♂ 54	♀ 54	♂ 70	♂ 54	♂ 70	♂ 54	♂ 70	♂ 54	♂ 70	♂ 54
1	5680	4340		3980	3040		88 100	76 700	1072	1000	9,8	7,5	2,46	2,3
2	6200	4400		4340	3080		63 000	71 250	1292	1275	4,7	3,3	1,89	1,86
3	4300	4490		3010	3140		99 700	—	1048	1247	3,3	3,4	2,14	2,54
4	1980	2542		1385	1780		41 000	84 600	509	877	1,53	1,98	—	—

	P			70% P			E		σ		v_1		v_2	
	♀ 53 ¹	♂ 48 ¹	♀ 53	♂ 48	♀ 53	♂ 48	♀ 53	♂ 48	♀ 53	♂ 48	♀ 53	♂ 48	♀ 53	♂ 48
1	4500	5150	3150	3610	13 230	10 090	1198	971	1198	971	7,8	8,9	2,76	2,23
2	4475	5870	3140	4110	13 020	10 070	1148	1057	1148	1057	3,4	4,44	1,78	1,54
3	3590	4500	2510	3150	16 350	11 750	1223	1058	1223	1058	2,71	3,4	2,5	2,16
4	2990	2700	2093	1890	18 930	14 800	1176	752	1176	752	2,31	2,09	—	—

Tabelle 1. Festigkeits- und Sicherheitswerte der 4 Viertel des Femurschaftes eines 54-, 70- und 48jährigen Mannes sowie einer 53jährigen Frau. P = Bruchlast (kg). E = Elastizitätsmodul (kg cm^{-2}). σ_B = Bruchspannung (kg cm^{-2}). v_1 = Sicherheitsfaktor für Druckbelastung. v_2 = Sicherheitsfaktor für die resultierenden Spannungen von L 14 (vgl. Abb. 9).

¹ Versuche von S. Titschack.

Vierteln, die über dem angenommenen theoretischen Betrag von 3,0 liegen. Erst im distalen Viertel liegt der Sicherheitsfaktor in dem geforderten Grenzbereich. Es kann daher geschlossen werden, daß erst hier eine Auswirkung der Druckbelastung auftritt, während die Biegebelastung kaum noch eine Rolle spielt. Der verhältnismäßig hohe Sicherheitskoeffizient in den proximalen Teilen ist mit der Biegung in Zusammenhang zu bringen.

Die Frage der Biegebelastung kann zugleich mit dem Problem erörtert werden, ob die Knochenform einem Körper gleicher Festigkeit entspricht, wie es u. a. von Rauber (1877) und Gebhardt (1910) angenommen wurde. Eine Körperform gleicher Festigkeit liegt dann vor, wenn bei Zug oder Druck in jedem Querschnitt die „zulässige Spannung“ erreicht wird, d. h. wenn gerade so viel tragendes Material vorhanden ist, daß sich ein genügender Sicherheitsfaktor ergibt. Für Biegung würde die Bedingung lauten, daß die Randspannungen die zulässige Spannung erreichen. Durch entsprechende Bemessung wird das Eigengewicht als tote Last soweit als möglich ausgeschaltet. Ein derartiger Körper hat für Druck oder Zug an der Seite des Lastangriffes einen kleineren Querschnitt als an der gegenüberliegenden Seite. Ein Biegebalken hat bei Lagerung in zwei Gelenken eine äußere Begrenzung in der Form einer kubischen Parabel. Eine gleiche Form ist bei Knickung nach dem Euler-Fall 2 zu wählen. Druck- und Biegebelastung bedingen also voneinander verschiedene Verteilungen des Materials. Da die Verhältnisse höherer Knicklasten mit Verkürzung der Knieklänge und Annäherung an die Bedingungen von Druckkörpern vorliegen, muß jedenfalls die Möglichkeit des Druckes in Erwägung gezogen werden.

Die Materialverteilung innerhalb der Kompaktaröhre legt ohne Zweifel den Gedanken nahe, daß im Knochen eine Körperform gleicher Festigkeit verwirklicht ist (s. oben Trägheitsmomente und Biegemomente). Auch das Prinzip der Ökonomie, wie es im anderen Bereich u. a. von v. Baeyer (1940) deutlich ausgesprochen wurde, das aber sehr vielen Überlegungen zugrunde liegt, könnte hierfür herangezogen werden. Nach dem Prinzip der Ökonomie wäre ebenfalls nur so viel Material zu erwarten, daß die Tragfähigkeit gesichert ist. Die Frage, ob eine Körperform gleicher Festigkeit vorliegt, kann nur über die Spannungen entschieden werden. Bei der Berechnung des Sicherheitsfaktors wurde zunächst dem höchsten Spannungswert als Biegefestigkeit der Zentralwert 1780 kg cm^{-2} des Kollektivs IV der Biegebruchversuche gegenübergestellt (Knese,

Hahne und Biermann, 1955). Diese Kalkulation für den gefährlichen Querschnitt reicht zur Beurteilung der Sicherheit aus. Für die Entscheidung, ob ein Körper gleicher Festigkeit vorliegt, ist diese Berechnung für die einzelnen Querschnitte durchzuführen. Die gemessenen Werte der Druckfestigkeit sind hierfür nicht ohne weiteres geeignet, da die Biegefestigkeit im allgemeinen etwas höher als die Druckfestigkeit liegt. Trotzdem möge eine derartige Berechnung mit den oben für die Querschnitte des Femur L 14 errechneten resultierenden Maximalspannungen durchgeführt werden, die durchweg Druckspannungen sind. Dann ergibt sich, daß in sämtlichen vier Vierteln der Sicherheitsfaktor in dem Bereich 1,8 bis 3,0 liegt (vgl. Tab. 1). Dabei wird angenommen, daß im vierten Viertel die zur Druckspannung hinzutretenden Biegespannungen wegen Kleinheit des Biegemomentes vernachlässigt werden können. Die Schwankungen des Sicherheitsfaktors könnten darauf beruhen, daß die Untersuchung von nur vier Teilen der wechselnden Festigkeit nicht gerecht wird, oder daß das Kraftsystem, das der Belastungsberechnung zugrunde liegt, nicht die volle tatsächliche Differenziertheit wiedergibt. Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß für die Form des Knochens nicht nur die gleiche Festigkeit entscheidend ist. In einer früheren Veröffentlichung (Knese, Hahne und Biermann, 1955) wurde für die Ausbildung der Querschnittsform des Knochens auch noch die Bereitstellung einer genügend großen Oberfläche zum Muskelansatz verantwortlich gemacht.

Es bleibt noch die Frage des Sicherheitsfaktors an den Femurenden zu untersuchen. Göcke (1926, 173) hat die Bruchspannung für die Spongiosa im unteren Femurende eines 18jährigen Mannes zu 82 kg cm^{-2} bestimmt. Weiterhin gibt Göcke (1928, 563) den Querschnitt in Kondylenhöhe mit 35 cm^2 an. Für die gesamte Fläche ist eine Bruchlast von 2870 kg zu errechnen. Die bestimmte Drucklast beträgt 904,5 kg. Damit würde sich ein Sicherheitsfaktor von 3,17 ergeben. Experimentelle Festigkeitszahlen für das proximale Femurende liegen in der Literatur nicht vor. Bei einem untersuchten Femurhals betrug die Flächengröße sowohl in 1 wie 2 cm Abstand vom Kopf quer zur Längsachse 10 cm^2 . Das würde mit den Zahlen von Göcke einer Bruchlast von 820 kg entsprechen. Die Größe der Beckenresultierenden beträgt 503 kg, und damit ergibt sich ein Sicherheitsfaktor von 1,63, der etwas zu klein ist. Die Spongiosa des proximalen Femurendes ist aber stärker als die des distalen, so daß eine höhere Bruchlast angenommen werden kann.

Die Ergebnisse der Bruchversuche an ganzen Femora von Messerer (1880), Dixon (1910), Evans (z. B. 1948, 1949, 1951, 1952) und Carothers, Smith und Calabrisi (1949) können für die Beurteilung der Sicherheit der Kopf-Hals-Konstruktion nicht herangezogen werden. Die experimentelle Belastung entspricht aller Voraussicht nach nicht den „natürlichen“ Verhältnissen. Dixon (1910) weist im übrigen darauf hin, daß diese experimentellen Frakturen nicht mit denen im Leben zu vergleichen sind. Bekanntlich entstehen die meisten Collumfrakturen durch Sturz auf den Trochanter major.

Um die verschiedenen Eigenschaften der Spongiosa des proximalen und distalen Femurendes zu prüfen, wurden Bruchversuche an den rechten Femora eines 54jährigen und eines 70jährigen Mannes durchgeführt. Die Ergebnisse zeigt Tab. 2. Dazu ist zu bemerken, daß bei der Flächenberechnung keine Rücksicht auf die Spongiosaverteilung genommen wurde. Die tragende Fläche ist also bedeutend kleiner und damit die Druckfestigkeit der Spongiosa größer. Im Femurhals sind noch kompakte Teile vorhanden, die ebenfalls nicht bestimmt wurden. Für 3 Individuen (54, 48, 53 J.) wurde der Mittelwert aus dem Condylus tibialis und Condylus fibularis eingetragen, für den 70jährigen nur der Condylus tibialis. Die Werte zeigen eine Schwankungsbreite, die in ihrem Umfang derjenigen bei der Kompakta entspricht (vgl. Knese, Hahne und Biermann, 1955). Bei demselben Individuum bleibt jedoch das Verhältnis der verschiedenen Werte zueinander annähernd gleich.

Die Druckfestigkeit der Spongiosa schwankt bei dem 54jährigen zwischen $\frac{1}{15}$ (Kopf) und $\frac{1}{30}$ (Kondylen) und beim 70jährigen zwischen $\frac{1}{10}$ und $\frac{1}{40}$ der Kompakta. Diese Werte betreffen aber nicht nur das Knochenmaterial, sondern auch die konstruktive Verteilung des Materials über eine Fläche. Wie groß die Tragfähigkeit des spongiösen Materials ist und ob sie sich tatsächlich von der der kompakten Masse unterscheidet, kann nicht bestimmt werden, da die tatsächliche Masse der tragenden Substanz nicht zu messen ist. Im Druckversuch fehlt im ersten Teil die Proportionalität, offensichtlich durch ein leichtes Zusammendrücken der obersten Schichten, da die Dehnung stärker ist als die Lastzunahme. Dann folgt ein Proportionalitätsbereich. Bei einem Höchstwert, der den Berechnungen der Druckfestigkeit zugrunde gelegt wurde, bricht das architektonische Gefüge zusammen. Durch die damit eingetretene Verfestigung kann unter erheblicher Zusammendrückung die Last z. T. über die erste Maximallast hinaus gesteigert werden. Dabei ist immer erneut ein Zusammenbrechen von Material zu beobachten, dem eine weitere Laststeigerung folgt. Hier trägt nicht mehr die spongiöse „Konstruktion“ die Last, sondern das zusammengeschobene Knochenmaterial. Diese Tatsache ist insofern von Interesse, als damit gerechnet werden kann, daß auch eine eingekeilte Spongiosafaktur durchaus noch tragfähig ist, evtl. sogar tragfähiger als die ursprüngliche Architektur.

	Kondylen			Kopf			Hals	
	σ_B	P_B ($F=35 \text{ cm}^2$)	ν	σ_B	P_B ($F=12,85 \text{ cm}^2$)	ν	σ_B	P_B ($F=8,25 \text{ cm}^2$)
♂ 54 J.	43,5	1523	1,9	78,9	1013	2,02	126	1040
♂ 70 J.	58,9	2060	2,28	116,5	1497	2,98	148	1850
♂ 48 J. ¹	48,8	1206	1,89	97,8	1256	2,5	26,6 ²	—
♀ 53 J. ¹	39,1	1368	1,51	78,9	1013	2,02	30,9 ²	—

Tabelle 2. Festigkeit der Spongiosa des Femurs

 σ_B = Bruchspannung in kg cm^{-2} P_B = Bruchlast in kg (in Klammern F = gesamte tragende Fläche) ν = Sicherheitsfaktor für die berechneten Drucklasten: Kondylen 904,5 kg, Kopf und Hals 503 kg¹ Versuche von S. Titschack² Ohne kompakte Rinde

Mit den eigenen Werten ergibt sich für das distale Femurende bei einer Last von 904,5 kg ein Sicherheitsfaktor zwischen 1,51 und 2,28. Für den Kopf und Hals ist die Größe der Beckenresultierenden von 503 kg einzusetzen. Der Hals besitzt dann eine Sicherheit von 2,07 bzw. 2,98 und der Kopf von 2,02 bzw. 3,68. Die Biegemomente sind bei dieser Tragfähigkeitsprüfung wegen Geringfügigkeit nicht berücksichtigt. Damit ist nachgewiesen, daß mit den statisch gemessenen Kraftwerten und der hier durchgeführten Belastungsberechnung sowohl das proximale als auch das distale Femurende den gleichen Sicherheitsfaktor wie die Kompakta in ihren verschiedenen Teilen aufweisen.

Trotz der Schwankungen des Sicherheitsfaktors scheint die Annahme einer Körperform gleicher Festigkeit für den ganzen Femur berechtigt. Sie entzieht sich aber einer theoretischen Berechnung, da hierfür Materialkonstanz vorausgesetzt wird. Damit zeigt sich aber umgekehrt, daß eine Beweisführung allein aus der vorliegenden Form nur auf einer groben Ähnlichkeit aufbauen kann. Sie muß selbst bei Erkenntnis des Prinzips im einzelnen zu unzutreffenden Ergebnissen führen. Dies zeigt besonders deutlich die quantitative Beurteilung der Spongiosa. Bereits Triepel (1922) hat für die Spongiosa darauf hingewiesen, daß eine rein anatomische Untersuchung für die Feststellung der Bedeutung der Strukturen nicht ausreicht. So sah sich Gebhardt (1910) andererseits dazu gezwungen, zu sagen, daß für die Auffassung des Knochens als Körper gleicher Festigkeit „lediglich das Vorhandensein einer einigermaßen gesetzmäßigen Dickenzunahme der kompakten Wand von den Enden nach der Mitte zu entscheidend ist“. Auf den zahlenmäßigen Nachweis käme es nicht an, da die Idealform durch die wechselnde Beanspruchung nicht erreicht würde. Die vorstehend durchgeführten Berechnungen haben aber das Gegenteil gezeigt. Die Knochenform ist als Idealform anzusehen, da sie dem wechselnden Spannungsgefüge nicht nur durch Form-, sondern auch Materialveränderung gerecht wird. Dies betrifft sowohl die Kompakta als auch die Spongiosa.

Der verschiedene Durchmesser oder anatomisch die verschiedene Form des proximalen und distalen Femurendes sind mit verschiedener Festigkeit kombiniert. Die Abhängigkeit der Struktur von der äußeren Form haben bereits allgemein v. Meyer (1873) und Triepel (1908) dargestellt. In beiden Fällen ist aber der gleiche Sicherheitsfaktor wie in der Kompakta vorhanden. Diese Tatsache ist nur mit Hilfe experimenteller Daten rechnerisch nachzuweisen.

Die Bedeutung der Form kann wohl in keinem Falle allein durch den Vergleich mit theoretisch oder technisch bekannten Gebilden erkannt werden. Technische Gebilde dienen überwiegend einer, selten mehreren Aufgaben. Sie zeichnen sich durch Materialkonstanz aus. Der Knochen hat dagegen topographisch recht verschiedene Eigenschaften. Derartige Vergleiche können — mehr zufällig — richtig sein. Auf diesem Wege wird im besten Falle eine Arbeitshypothese gewonnen, deren Berechtigung nachgewiesen werden muß. Bereits die Kompakta weicht von der theoretischen Form des Körpers gleicher Festigkeit ab. Die Spongiosa läßt dieses Prinzip überhaupt nicht mehr erkennen, da noch weitere Faktoren hinzutreten, die später angedeutet werden. Nur die quantitative Erfassung der Materialeigenschaft und der Leistung sowie ihr Vergleich zeigt, ob eine Annahme zutrifft oder ob wesentliche Faktoren übersehen sind.

Diese Ausführungen stellen selbstverständlich nur einen ersten Versuch dar, neben der Materialverteilung auch die Materialeigenschaft zu berücksichtigen. Sie dürften aber die durchgeführten Belastungsberechnungen als Näherungslösung bestätigen. Die Feststellung, daß im Knochen eine Körperform gleicher Festigkeit vorliegt, hat weiter die Bedeutung, daß damit kaum mit sog. Spannungsspitzen zu rechnen ist. Auf diesen Punkt hat schon Gebhardt (1910) hingewiesen, indem er vom Fehlen der gefährlichen Querschnitte sprach. Die Frage der Spannungsspitzen wurde neuerdings durch Küntscher (1935, 1936), Evans und Mitarbeiter (u. a. 1948, 1951) in mehreren Veröffentlichungen sowie Pauwels (1949/50) diskutiert.

Eine Knochenbelastung im Sinne des Knickens bzw. des Längsdruckes mit Biegung — allerdings ohne quantitative Formulierung — haben bereits Rauber (1877), Messerer (1880), Ghillini (1899), Triepel (1908), Hagen (1908, 1909), Hanausek (1914), Olivo (1937) und Maj und Toiari (1937) angenommen. Zur quantitativen Formulierung ist zu bedenken, daß alle in die Rechnung eingehenden Faktoren eine erhebliche Variationsbreite besitzen. Das ist für die Knochenform allgemein bekannt. Es wurde speziell für die Querschnittsform dargestellt (Knese, Hahne und Biermann, 1955). Ebenso konnten für die Festigkeitseigenschaften variationsstatistisch eine Reihe von Kollektiven wahrscheinlich gemacht werden (Knese, Hahne und Biermann, 1955), die auf Alters- und Geschlechtsdifferenzen hinweisen. Eine entsprechende Variationsbreite ist aber auch für die belastenden Kräfte anzunehmen. Es ist infolgedessen nicht abzusehen, an welcher Stelle der

Variationsbreite das hier verwandte, an einem Individuum gemessene Kraftsystem steht. Wenn von den Schwierigkeiten der Kraftmessungen und ihren Fehlerquellen sowie dem approximativen Charakter der Belastungsberechnung abgesehen wird, so sind damit bereits an keinem Punkte feste Richtwerte zu erwarten. Es handelt sich nicht um die Prüfung einer individuellen Konstruktion, sondern des Konstruktionsprinzips „Oberschenkel“. Nicht nur die Spannungsberechnungen für die Querschnitte verschiedener Femora ist als Kalkulation anzusehen. Auch die Durchrechnung des individuell vermessenen Falles ist eine Kalkulation im Sinne der Näherungslösung. Längenmaße und Kraftwerte sind zwar vermessen, die Querschnittsverhältnisse und die Festigkeitseigenschaften mußten jedoch auf Grund anderer Untersuchungen eingesetzt werden. Wenn es trotzdem gelang, für den ganzen Femur einen Sicherheitsfaktor nachzuweisen, der sich eng an die technisch geforderten Grenzen hält, so spricht das für eine weitgehende Annäherung an die tatsächlichen Verhältnisse. Sicherheitsfaktoren, die viel höher liegen (Triepel, 1910: 30; Koch, 1917: 5,68 bis 30,3; Schmidt, 1915: 24,4), sind sicher unzutreffend, da mit ihnen nicht nur eine Materialverschwendung, sondern auch die sehr bedenklichen Verhältnisse einer toten, zusätzlich zu tragenden Last verbunden sein würden. Es könnte natürlich die Frage aufgeworfen werden, ob die technisch ermittelten Sicherheitsgrade auch für ein biologisches Material zutreffen. Die Technik verwendet sehr häufig biologische Materialien, z. B. Holz, und gibt hierfür „zulässige Spannungen“ an. Die Herkunft oder Entstehung des Materials ist wohl kaum entscheidend. Wichtig sind allein die Festigkeitseigenschaften des Materials, die beim Knochen als annähernd spröde zu beschreiben sind. Mit der Klassifizierung „spröde“ und entsprechender quantitativer Formulierung sind aber auch bestimmte Sicherheitsgrade festgelegt. Im übrigen konnte im Rahmen der statischen Untersuchungen für die Ligamenta decussata ein Sicherheitsfaktor gleicher Größenordnung wahrscheinlich gemacht werden (Knese, 1955a).

Zusammenfassung

Im Näherungsverfahren wird für den Femur die Belastungsform eines in zwei Gelenken gelagerten Stabes gewählt. Dieser Stab steht unter der Einwirkung einer Längslast, die auf Grund der Länge des Stabes als Knicklast aufzufassen ist. Das Verhältnis Länge und Querschnitt eines Stabes wird durch den Schlankheitsgrad wieder-

gegeben, der bei den menschlichen Extremitäten zwischen 50 und 100 liegt. Die Knochen entsprechen mittelschlanken Stäben. Im übrigen ist durch die Muskulatur mit den Bedingungen „höherer Knicklasten“ zu rechnen.

Als Fehlhebel treten Biegemomente auf, wobei das in der Sagittalebene wesentlich größer ist als das in der Frontalebene. Die Kompaktadicke und die Krümmungen des Femur entsprechen dem sagittalen Biegemoment.

Unter der Annahme des Knickens mußten die Gelenkenden daraufhin geprüft werden, ob die vorhandene Spongiosa zur Druckübertragung geeignet erscheint. Eine Druckübertragung in der Form örtlicher Pressung ruft ebenfalls sich senkrecht kreuzende Spannungstrajektorien hervor. Dabei ist ein Stärkeunterschied zwischen Druck- und Zugüberträgern zu erwarten. Für die Spongiosa wird unter Hinweis auf eine spätere Begründung eine quasi trajektorielle Struktur angenommen. Darunter ist zu verstehen, daß Drucküberträger vorhanden sind, die im unbelasteten Zustand spannungslos sind. Es ist nicht möglich, die tatsächlichen Spannungen bei Belastung anzugeben. Die Druck übertragenden Spongiosaelemente stehen — überwiegend in der Form von Platten — senkrecht auf den Gelenkflächen. Die dazu lotrechten Zugbalken sind wesentlich schwächer. Das „typische“ Bild der Spongiosaaarchitektur im Frontalschnitt des proximalen Femurendes gibt nur einen Teil der vorhandenen Plattenkonstruktion wieder. Diese Architektur besteht aus drei Plattensystemen, die eine zur Druckübertragung geeignete Röhre bilden.

Im Sinne des Tragfähigkeitsnachweises bzw. der Prüfung auf Sicherheit durch Vergleich der errechneten Maximalspannung mit der experimentell ermittelten Bruchspannung konnte nachgewiesen werden, daß sowohl die spongiösen Gelenkenden als auch der Schaft des Femur einen Sicherheitsgrad zwischen 1,8 und 3,0 besitzen. Dieser Sicherheitsgrad entspricht der technischen Forderung für ein sprödes Material, dem der Knochen annähernd gleichzusetzen ist. Die Spongiosa von Kopf und Hals des Femur besitzt bei kleinerem Durchmesser eine größere Festigkeit als die Kondylen mit größerem Durchmesser. Die Festigkeit der Kompakta nimmt von proximal zum zweiten Viertel hin zu und dann nach distal wieder ab. Durch die Materialverteilung und verschiedene Materialeigenschaft entlang des Femur liegt ein Körper gleicher Festigkeit vor, d. h., bei maximaler Belastung entsteht an allen Orten die jeweils zulässige Spannung.

Literatur

- Aeby, C.: Zur Architektur der Spongiosa. *Zentralb. med. Wiss.* **11** (1873) 785—786. — Albert, E.: Einführung in das Studium der Architektur der Röhrenknochen. Wien (1900). — Bach, C.: Elastizität und Festigkeit. 8. Aufl. Berlin (1920). — v. Bayer, H.: Über Bewegung des Menschen. *Z. Anat.* **110** (1940) 645—708. — Bähr, F.: Bemerkungen zur Wolf'schen Lehre: das „Transformationsgesetz“. *Münch. Med. Wochenschr.* **44** (1897) 534 und 535. — v. Bähr, F.: Beobachtungen über die statischen Beziehungen des Beckens zur unteren Extremität. *Z. orthop. Chir.* **5** (1898) 52—59. — Calabrisi, P., und Smith, F. C.: The effects of embalming on the compressive strength of a few specimens of compact human bone, Naval Med. Res. Inst., Memorandum Report 51-2, NM 000 018.07.02. — Carey, E. J.: Studies in the dynamics of histogenesis. *Radiology* **13** (1929) 127—168. — Carothers, L. O., Smith, F. C., und Calabrisi, P.: The elasticity and strength of some long bones of the human. Naval Med. Res. Inst. Project NM 001 05602 **13** (1949) 1—18. — Culmann, K.: Graphische Statik. Zürich (1866). — Dixon, F.: The architecture of the cancellous tissue forming the upper end of the femur. *J. Anat. and Physiol.* **44** (1910) 223—230. — Evans, F. G.: Studies of femoral deformation. *Stanford Med. Bulletin* **6**, **3** (1948) 374—381. — Evans, F. G.: Deformation studies of the femur under dynamic vertical loading. *Anat. Rec.* **101** (1948) 225—241. — Evans, F. G.: Deformation studies of the femur under static and dynamic loading. *Sobretiro de los Anales del Instituto de Biología, Mexico* **20** (1949) 473—491. — Evans, F. G.: Stress and strain in the long bones of the lower extremity. *American Academy of Orthopaedic Surgeons Instructional Course Lectures* **9** (1952) 264—271. — Evans, F. G., und Lebow, M.: Regional Differences in some of the physical properties of the human femur. *J. of Applied Physiol.* **3** (1951) 583—572. — Evans, F. G., Lissner, H. R., und Pedersen, H. E.: Deformation studies of the femur under dynamical vertical loading. *Anat. Rec.* **101** (1948) 225—325. — Evans, F. G., Pedersen, H. E., und Lissner, H. R.: The role of tensile stress in the mechanism of femoral fractures. *J. of Bone and Joint Surg.* **33-A** (1951) 485—501. — Föppl, A.: Vorlesungen über technische Mechanik III. Festigkeitslehre, 15. Aufl., München (1951). — Gebhardt, W.: Die spezielle funktionelle Anpassung der Röhrenknochendiaphyse. *Arch. Entw. Mech.* **30** (1910) 516—534. — Ghillini, C.: Die Pathogenese der Knochendeformitäten. *Z. orthop. Chir.* **6** (1899) 589—603. — Göcke, C.: Das Verhalten spongiöser Knochen im Druck- und Schlagversuch. *Verh. d. 20. Kongr. d. dtsh. orthop. Ges.* (1925) 114—129. — Göcke, C.: Physikalische Untersuchungen an skolio-tischen Wirbeln. *Verh. d. 21. Kongr. d. dtsh. orthop. Ges.* (1926) 168—181. — Göcke, C.: Beiträge zur Druckfestigkeit des spongiösen Knochens. *Bruns Beitr.* **143** (1928) 539—566. — Göcke, C.: Die Physik des atrophischen Knochens. *Verh. d. 23. Kongr. d. dtsh. orthop. Ges.* (1928) 103—112. — Hagen, W.: Zur Statik des Schenkelhalses. *Beitr. Chir.* **56** ((1908) 627—638. — Hagen, W.: Die Belastungsverhältnisse am normalen und am pathol. deformierten Skelet der unteren Extremität. *Beitr. Klin. Chir.* **63** (1909) 761—787. — Hanusek, J.: Beitrag zum statischen Problem des Skeletts der unteren Extremität. *Z. orthop. Chir.* **34** (1914) 607—637. — Knese, K.-H.: Die Be-

wegungen auf einer Führungsfläche als Grundlage der Gelenkbewegungen, dargestellt am Schultergelenk. *Z. Anat.* **115** (1950) 115–161. — Knese, K.-H.: Über physikalische und elektromyographische Untersuchungen am Bewegungsapparat. *Verh. Anat. Ges.* **51**, 301–318, *Anat. Anz.* **100** Erg. H. (1953/54). — Knese, K.-H.: Die Statik des Kniegelenkes. *Z. Anat.* **118** (1955a) 471–512. — Knese, K.-H.: Allgemeine Bemerkungen über Belastungsuntersuchungen des Knochens sowie spezielle Untersuchungen am Oberschenkel unter der Annahme einer Krankonstruktion. *Anat. Anz.* **101** (1955b) 186–203. — Knese, K.-H.: Die Statik der oberen Extremität. *Acta anat.* (1956) 26, 20–61. — Knese, K.-H., Hahne, O. H., und Biermann, H.: Festigkeitsuntersuchungen am menschlichen Extremitätenskelett. *Morph. J.* **96** (1955) 141–209. — Koch, C. J.: The laws of bone architecture. *Am. J. Anat.* **21** (1916) 177–298. — Kummer, B.: Eine vereinfachte Methode zur Darstellung von Spannungstrajektorien, gleichzeitig ein Modellversuch für die Ausrichtung und Dichteverteilung der Spongiosa in den Gelenkenden der Röhrenknochen. *Z. Anat.* **119** (1956) 223–234. — Küntscher, G.: Der Nachweis von Spannungsspitzen am menschlichen Knochengerüst. *Morph. J.* **75** (1935) 427–444. — Küntscher, G.: Die Bedeutung der Darstellung des Kraftflusses im Knochen für die Chirurgie. *Arch. klin. Chir.* **182** (1935) 489–551. — Küntscher, G.: Die Spannungsverteilung am Schenkelhals. *Arch. klin. Chir.* **185** (1936) 308–321. — Lange, C.: Untersuchungen über die Elastizitätsverhältnisse in den menschlichen Rückenwirbeln mit Bemerkungen über die Pathogenese der Deformitäten. *Z. Orthop. Chir.* **10** (1902) 47–110. — v. Lanz, T., und Wachsmuth, W.: *Praktische Anatomie*. I/3 Arm, Berlin (1935), I/4 Bein und Statik, Berlin (1938). — Maj, G.: Osservazioni sulle differenze topografiche della resistenza meccanica del tessuto osseo di unostesso segmento scheletrico. *Monit. Zool. Ital.* **49** (1938) 139–149. — Maj, G.: Studio sulle variazioni individuali e topografiche della resistenza meccanica del tessuto osseo diafisario umano in diverse età. *Arch. Ital. die Anat. e di Embr.* **47** (1942) 612–633. — Maj, G.: Resistenza meccanica del tessuto osseo a diversi livelli di uno stesso osso. *Boll. Soc. ital. Biol. sper.* **13** (1938) 413–415. — Maj, G., und Toiari, E.: La resistenza meccanica del tessuto osseo lamellare compatto misurata in varie diversioni. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* **12** (1937) 83–86. — Maj, G., und Toiari, E.: Osservazioni istologiche sulle fratture del tessuto osseo normale e dopo decalcificazione. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* **12** (1937) 57–59. — Maj, G., und Toiari, E.: Osservazioni sperimentali sul meccanismo di resistenza del tessuto osseo lamellare compatto alle azioni meccaniche. *La Chir. degli Org. di Mov.* **22** (1937) 541–557. — Merkel, F.: Der Schenkelsporn. *Zentralb. f. d. med. Wiss.* **11** (1873) 417 und 418. — Merkel F.: Betrachtungen über das Os femoris. *Virch. Arch.* **59** (1874) 237 bis 256. — Messerer, O.: Über Elastizität und Festigkeit des menschlichen Knochens. Stuttgart (1880). — v. Meyer, H.: Die Architektur der Spongiosa. *Reicherts und Du Bois-Reymonds Arch.* (1867) 627. — v. Meyer, H.: Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüsts. Leipzig (1873). — Mörsch, E.: Der Eisenbetonbau, seine Theorie und Anwendung I u. II. 6. Aufl., Stuttgart (1923/29). — Olivo, O. M.: Considerazioni sul significato funzionale degli osteoni. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.* **12** (1937) 67–70. — Olivo, O. M.: Rispondenza della funzione meccanica degli osteoni con la loro diversa minuta

architettura. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. **12** (1937) 400—402. — Olivo, O. M.: Rapport entre la structure et la fonction dans les osteons. C. R. Ass. Anat. **32** (1937) 334—346. — Pauwels, F.: Bedeutung und kausale Erklärung der Spongiosaarchitektur in neuer Auffassung. Ärztl. Wschr. **3** (1948) 379. — Pauwels, F.: Die Bedeutung der Bauprinzipien des Stütz- und Bewegungsapparates für die Beanspruchung der Röhrenknochen. Z. Anat. **114** (1949/50) 129—166. — Pauwels, F.: Kritische Überprüfung der Rouxschen Abhandlung: „Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose“. Z. Anat. **117** (1954) 528—552. — Pauwels, F.: Über die Verteilung der Spongiosadichte im coxalen Femurende und ihre Bedeutung für die Lehre vom funktionellen Bau des Knochens, Morph. J. **95** (1955), 35—54. — Petersen, H.: Über den Feinbau der menschlichen Skeletteile. Arch. Entw. Mech. **112** (1927) 112—141. — Petersen, H.: Die Organe des Skelettsystems. Handb. d. Mikr. Anat. d. Menschen II/3 (1930) 521—678. — Rauber, H.: Die Feststellung der Röhrenknochen in den Gelenken und die Knochenform. Morph. J. **3** (1877) 87—105. — Ried, H. A.: Die Schaftkrümmung des menschlichen Femur. Arch. Anthropol. N. F. **21** (1928) 1—30. — Ritter, W.: Anwendung der Graphischen Statik, T. I. Zürich (1888). — Roux, W.: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik I, II. Leipzig (1895). — Schmidt, A.: Über den Einfluß der Domestikation auf die mechanischen Qualitäten der Pars compacta von Sus scrofa dom. nebst einigen Bemerkungen zur Theorie der funktionellen Anpassung des Extremitätenskeletts. Arch. Entw. Mech. **41** (1915) 472—534, 605—671. — Schmidt, R.: Vergleichend-anatomische Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung. Z. Zool. **65** (1898). — Solger, B.: Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knochenarchitektur. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Tiere **16** (1899) 187—218. — Sudeck, Zur Anatomie und Ätiologie der Coxa vara adolescentium. Verh. d. dtsh. Ges. Chir. **28** (1899) 381—401. — Spalteholz-Spanner: Handatlas und Lehrbuch der Anatomie des Menschen, I/1, 15. Aufl., Amsterdam, Zürich, Stuttgart (1953). — Triepel, H.: Physikalische Anatomie I u. II. Wiesbaden (1902) und III (1908). — Triepel, H.: Über mechanische Strukturen. Anat. Anz. **23** (1903) 480—486. — Triepel, H.: Trajectorielle Strukturen. Anat. Anz. **24** (1904) 297—300. — Triepel, H.: Die Architektur der Knochenpongiosa in neuer Auffassung. Z. Konstitutionslehre **8** (1922) 269—309. — Wyss, Th.: Die Kraftfelder in festen elastischen Körpern. Berlin (1926). — Wyss, Th.: Die Kraftfelder im festen Knochen. Viertelj. d. Naturf. Ges. in Zürich **93** (1948) 151—186. — Wolff, J.: Über die innere Architektur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachstum. Virch. Arch. **50** (1870) 389—450. — Wolff, J.: Die Lehre von der funktionellen Knochengestalt. Arch. path. Anat. Physiol. **155** (1899) 256—315. — Zeiger, K.: Das Problem der funktionellen Struktur des Knochens. Natur und Museum **63** (1933) 77—91.

*Aus dem Tieranatomischen Institut der Universität München
(Vorstand: Prof. Dr. H. Grau)*

Untersuchungen über die topischen Verhältnisse beim Vorfall des Uterus bicornis der kleinen Wiederkäuer, dargestellt bei der Ziege

Von
G. Geiger

Mit 2 Abbildungen

Unter den puerperalen Zwischenfällen ist der bei den Haustieren nicht weniger häufig als beim Menschen vorkommende Prolaps des Uterus von besonderem praktischen Interesse. Die Hand- und Lehrbücher der Tiergynäkologie enthalten deshalb ausführliche Darlegungen über seine klinischen Erscheinungsformen und für die sich daraus ergebenden Behandlungsmöglichkeiten, welche zumeist in der Reposition der mit dem trächtigen Horn vorgefallenen und eingestülpten Gebärmutter bestehen. Seltener ist dagegen ein operatives Eingreifen angezeigt, welches, in den Fällen seiner Anwendung vor allem bei den kleinen Wiederkäuern und den Fleischfressern, die Amputation der vorgefallenen Gebärmutterteile vorsieht.

Da dem Humanmediziner für die große Zahl der Variationsmöglichkeiten innerhalb des Uterusvorfalles bei der Frau entsprechende chirurgische Maßnahmen zur Verfügung stehen müssen, ergab sich die Notwendigkeit, hierzu die Voraussetzungen in topographisch-anatomischen Untersuchungen zu erstellen. Aus der wachsenden Kenntnis der jeweiligen, anatomisch übersehbaren Situationen wuchs dann nicht allein nur die Vorstellung über die Phasen der Prolapsentwicklung, sondern es ergab sich auch die Möglichkeit, ätiologische Schlüsse zu ziehen.

Da sich bisher bei den Haustieren mit dem Vorfall des Genitaltraktes keine konservative chirurgische Tätigkeit im Sinne der Humangynäkologie verband, fehlen bis jetzt eingehendere Dar-

stellungen, die ein, dem klinisch angetroffenen Vorgang entsprechendes, topisches Bild der Veränderungen gegenüberstellen.

Inzwischen hat Baier [Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. **69** S. 81–85 (1956)] in einer zusammenfassenden Diskussion über die Ätiologie, Klinik und angewandten chirurg. Behandlungsmethoden der genitalen Tonussenkungen beim Rinde Stellung genommen und eine eigene, neuentwickelte Operationsweise beim Prolaps der Scheide des Rindes erläutert.

Zu einer Untersuchung im obigen Sinne bot sich Gelegenheit bei einer Ziege (hornlose Frankenziege, etwa 5 Jahre alt), die für den Präparierkurs zur Verfügung gestellt worden war.

Die Beschränkung auf diesen einen Fall — leider ist die Beschaffung von geeigneten Untersuchungstieren sehr erschwert — erlaubt natürlich keinerlei weiterreichende Schlüsse hinsichtlich des Entstehungsvorganges des Prolaps oder gar seiner Ätiologie. Jedoch erschien es mir angezeigt, das gegebene Bild der mit dem Vorfall verbundenen, topischen Veränderungen festzustellen und in Vergleich mit gesunden, nichtträchtigen und trächtigen Tieren zu setzen.

Der Uterusvorfall im Schrifttum der Veterinär- und Humanmedizin

Das Verständnis für die beim Prolaps vorgefundenen Verhältnisse setzt die Kenntnis der normal anatomischen Situationen voraus. Deshalb stellt sich der Vorfall, wie Benesch feststellt, in „einer für jede Tierart eigentümlichen Gestalt“ dar. Seine Ursachen sieht der gleiche Autor in der starken Ausdehnung der Ligamenta lata, verbunden mit einer übermäßigen Erschlaffung der Beckenbänder und des „Diaphragma pelvis“ bei gleichzeitiger Atonie des Uterus. Nach Götze ist gerade die letztere als wesentliche Vorbedingung zu betrachten; hinzu kommt noch ein nach der Geburt verzögerter Schluß der Zervix als begünstigendes Moment. Den Aufhängebändern der Gebärmutter selbst schreibt jedoch Götze eine geringere Bedeutung für die Entstehung des Vorfalles zu.

Auch in der Humanmedizin bestehen über die Ätiologie des Prolaps unterschiedliche, zum Teil heftig einander widersprechende Darstellungen, die ihren Niederschlag in einer geradezu nicht mehr zu übersehenden Literatur gefunden haben. Es seien deshalb nur die im deutschsprachigen Schrifttum grundlegenden Auffassungen erwähnt. Diese finden sich einerseits bei Martin und Bumm, deren Schule von der Ansicht ausgeht, in der Insuffizienz des Stütz- und Bindegewebsapparates des Uterus die Ausgangsursache zu erkennen,

wobei der Begriff von der konstitutionellen Minderwertigkeit des Bindegewebes (zit. nach Rendelstein) geprägt wird. Im Gegensatz dazu stehen Halban und der Anatom Tandler, welche in ihren gemeinschaftlichen, nahezu klassischen Ruf besitzenden Untersuchungen über „die Anatomie und Ätiologie der Genitalprolapse“ zu dem Ergebnis kommen, daß primär ein Versagen der Muskulatur des Beckenbodens, in dessen ständigem Bestreben, den unterschiedlichen Bauchhöhleninnendruck auszugleichen, vorliegen müsse, um einen Prolaps auszulösen.

Eine neuere Arbeit von Rendelstein (1955) zeigt, daß sich im Grunde auch heute noch keiner der beiden Anschauungen in der human-gynäkologischen Praxis als die bestimmende durchsetzen konnte. Interessant ist jedoch in diesem Zusammenhang, daß der Verfasser in der aufrechten Haltung des Menschen eine für die Entwicklung des Vorfalles fördernde Komponente herausstellt und dabei die andersgearteten statischen Verhältnisse beim Tier in Erwähnung bringt.

Nach seinen Ausführungen geht beim Menschen dem Descensus genitalis ein Senkungsvorgang der Harnblase voraus, deren abwärtssteigender Bodenteil bei maximaler Füllung die angrenzende vordere Wand der Scheide vorbuchtet und damit den Beginn des Vorfalles einleitet. Bei den Tieren liegt die Blase der Symphysis pelvis auf und berührt im gefüllten Zustande die mächtige Muskulatur der Bauchwand; ihr Gewicht ruht also immer auf zwei festen Stützpunkten. Sie besitzt somit nicht die Möglichkeit, eine Lageveränderung des Geschlechtstraktes zu veranlassen, kann jedoch „fallweise in den halsförmigen Abschnitt der umgestülpten Gebärmutter ausgetreten sein“ (Benesch).

Auch für ein Versagen der Muskulatur des Beckenbodens als auslösende Ursache des Prolaps bestehen im Vergleich zum Menschen wenig Gründe, da durch die horizontale Lage des Tieres die Beckeneingeweide weitgehendst ventral von der knöchernen Symphysis pelvis gestützt werden. Die dem Menschen homologe Muskulatur stellt lediglich ein kontraktiles Verspannungssystem zwischen Sitz- und Schambein einerseits und dem Ursprung des Schwanzskelettes dar, welches allerdings bei den einzelnen Tierarten im unterschiedlichen Maße mit dem Anus bzw. dem Vestibulum vaginae durch sich abspaltende Fasern in Beziehung tritt (v. Eggeling, Demeter, Künzel, Geiger).

Beim Menschen ist man heute geneigt, Veränderungen der Gebärmutter nur im Zusammenhang mit den topischen Verhältnissen des

gesamten Beckenbauchraumes zu betrachten. Wenn v. Jaschke feststellt: „Die Lage des Uterus ist zunächst eine Folge des dynamischen Ausgleichs zwischen der Bewegungsenergie des Eingeweideblockes des Beckens einerseits und der elastischen Spannung und Widerstandskraft des Körpergewebes andererseits“, so ist zu prüfen, inwieweit dies auch für die Verhältnisse beim Tier von Bedeutung sein kann. Benesch weist in diesem Zusammenhang auf die Rolle der Rumpfpresse und den, vor allem auf Rinder mit stark abschüssigem Lager, einwirkenden Druck der Eingeweide hin.

Jedenfalls ließen es diese Erwägungen angebracht erscheinen, nicht nur die Veränderungen am Geschlechtstrakt selbst zu registrieren, sondern auch das allgemeine Situsbild der Bauchhöhle zu studieren und mit dem Geschehen am Uterus in Beziehung zu setzen.

Der Prolaps beim lebenden Tier

Die Ziege zeigte eine *Inversio et prolapsus uteri incompleta*. Nachträglich gelang es, folgende Anamnese zu erhalten: Drei Tage vor der Tötung war eine Geburt von drei Kitzen erfolgt. Unmittelbar danach kam es zu einem Prolaps, welcher auf Grund der in diesem Fall gegebenen wirtschaftlichen Verhältnisse den Verkauf des Tieres zur Folge hatte.

Bei der Lebenduntersuchung des schon sehr geschwächten Tieres erwies sich der Vorfall als Inversion des rechten Hornes. Dieses reichte bis etwa 10 cm unterhalb des Kniegelenkes herab. Seine Längsachse wies eine spiralförmige Drehung nach rechts auf, die vor allem am Übergang zum distalen Drittel stark ausgeprägt in Erscheinung trat. Am kolbenförmig verdickten Ende des ausgestülpten Hornes befindet sich rechts am Übergang zum proximalen Abschnitt eine markstückgroße, trichterförmige Einziehung, die sich in einen ins Innere führenden Kanal öffnet, der offensichtlich als nicht invertierter Endteil des Hornes zu deuten war. Die Sekundinae waren bereits von der dunkelrot verfärbten, angetrockneten Schleimhaut des Uterus abgelöst. Die dunkelpigmentierten, wenig napfförmigen Karunkeln traten in etwa Zwetschkerngröße deutlich hervor. Etwa 2 cm kaudal der ringförmig erweiterten Vaginalöffnung, befand sich an der Seite unmittelbar links von der Austrittsstelle des prolabierte Gebärmutterhornes eine etwa 4 cm lange, spaltartige Öffnung. Diese wurde sondiert und führte in das teilweise mit vorgefallene linke Horn. Es handelte sich also hier um die nach außen gelangte *Bifurcatio uteri*.

Die Lebenduntersuchung konnte jedoch noch keine deutliche Vorstellung über die vorhandenen Lageveränderungen schaffen, zumal die Möglichkeit einer Röntgenuntersuchung auf Grund des geschwächten Zustandes des Tieres nicht mehr angezeigt erschien.

Nach der Tötung und einer ausreichenden Entblutung wurden der noch lebenswarmen Ziege etwa 7 Liter einer 20 prozentigen Formalinlösung in die Karotiden injiziert. Zur Erzielung einer guten Fixation wurde sie drei Tage in ihrem Fell belassen. Das Tier blieb von der Tötung ab ständig in natürlicher Haltung in einem Tragegestell fixiert. Nach der oben angegebenen Zeit wurde von der Seite her mit der Sektion begonnen und die linke Brust- und Bauchwand nach Absetzen der linken Vorderextremität und vorsichtigem Abtragen der Rippen kurz vor deren Wirbelgelenken entfernt. Die linke Seite wurde deshalb gewählt, weil beim Wiederkäuer vor allem die Lage der Vormägen interessierte, deren graviditätsbedingte Lageveränderungen im Schrifttum als besonders wesentlich dargestellt werden (s. Lagerlöf, Andres, Kolda).

Auswirkung des Prolaps auf die Lage der Organe in der Bauchhöhle

Da die Ziege drei Tage nach der Geburt der Kitzen getötet worden war, mußten Veränderungen an den Bauchhöhlenorganen durch die noch vor kurzem bestehende Hochträchtigkeit bei der topographischen Untersuchung in Betracht gezogen werden. Die Beurteilung dieser veränderten Situation war nur durch Vergleich der Eingeweidelage sowohl bei graviden als auch bei ingraviden Ziegen möglich. Dazu kam, daß syntopische Untersuchungen im Zusammenhang mit einem Gebärmutterprolaps im Schrifttum der Tiermedizin nicht gefunden werden konnten. Zu diesem Zwecke standen im Institut angefertigte Querschnitte einer formalinisierten und tiefgefrorenen Ziege mit Drillingsträchtigkeit sowie Beobachtungen an nichtträchtigen Ziegen und mehreren Schafen aus dem Material der Exenterierübungen zur Verfügung. Um ein genaues Bild zu erhalten, wurden darüber hinaus die eigenen Untersuchungen zu den topographisch-anatomischen Darstellungen der Verhältnisse bei zwillings- und drillingsträchtigen Ziegen, die von Andres und bei trächtigen und nichtträchtigen Ziegen von Kolda beschrieben wurden, in Vergleich gesetzt. Mit der Besprechung der Lageveränderungen möchte ich eine kurze Übersicht über die bei der Sektion vorgefundenen Verhältnisse verbinden.

Bei der Betrachtung der räumlichen Ausdehnung der Bauchhöhle fällt eine starke Ausbuchtung des in maximaler Expirationsstellung stehenden Zwerchfells auf. Die Zwerchfellskuppel ragt vor allem auf der linken Seite weit in die Brusthöhle hinein. Ihr Scheitelpunkt liegt in einer Querebene, welche die 5. Rippe am Übergang von ihrem mittleren zum distalen Drittel schneidet.

Nach Andres soll normalerweise bei der Ziege der Scheitel der Zwerchfellskuppel in der Ebene des 7. Intercostalraumes liegen. Bei der zwillings trächtigen Ziege befindet er sich in der Höhe der 6., bei der drillings trächtigen Ziege sogar der 4. Rippe. Da wir jedoch bei einem formalininjizierten und tiefgefrorenen Tier mit Drillings trächtigkeit den Zwerchfellscheitel auch im Bereich der 5. Rippe vorfanden, dürfte ein Schluß auf eine trächtigkeitsbedingte Stellung des Zwerchfells allein auf Grund von Leichenbefunden nicht zu erheben sein. Hier bedarf es ergänzender röntgenologischer Untersuchungen.

Die Konkavität des Diaphragma wird durch die Haube ausgefüllt, welche größtenteils links von der Medianebene liegt. Sie gleicht bei einer Höhe von etwa 16 cm und einer Breite von 10 cm einem, wie schon Andres beschreibt, „schräggestellten Ei“, welches in seinem Querdurchmesser zusammengedrückt ist. Der Haubenboden erreicht das Sternum durch den sich dazwischenschiebenden Fundus des Labmagens nicht, was nach Kolda eine für die Ziege typische Situation darstellt. Dorsal geht der Netzmagen im 8. Intercostalraum im Bereich der Hauben-Pansenfurche in die Pars oesophagica des dorsalen Pansensackes über. Kranial davon befindet sich die Einpflanzung der Speiseröhre, die im Bereiche der 8. Rippe durch den Hiatus oesophagicus geht. Zwischen Schlundeinmündung und 1. Lendenwirbel ist der dorsale Pansensack an den Zwerchfellspeilern und an der Lendenmuskulatur durch einen Verklebungsbezirk fixiert. Letzterer bezieht auch seitlich die Milz zwischen dorsalem Pansensack und Bauchwand innerhalb des 9. bis 10. Intercostalraumes mit ein. Der nicht in den Verklebungsbezirk eingeschlossene Teil der Milz gelangt am dorsalen Pansensack bis zur 12. Rippe. Kaudal erreicht der an die linke Bauchwand grenzende Teil des Pansens die Linea terminalis, also den Eingang zur Beckenhöhle, nicht. Der dorsale Pansensack liegt der dorsalen Bauchwand kaudal des 2. Lendenwirbels nicht mehr an. Hier tritt bereits der stark entwickelte Paniculus adiposus der linken Niere in Erscheinung. Diese schiebt sich hinter der kaudal gerichteten Kurvatur des dorsalen Pansensackes in den linken Paralumbalbereich vor und erstreckt sich nach hinten bis zum 5. Lendenwirbel. Unterhalb des 6. Lendenwirbels liegt hinter der linken Niere vor dem Beckeneingang das für die Ziege charakteristische Colon sigmoideum, welches bisher in sechs untersuchten Fällen regelmäßig vorkam. Letzteres befindet sich mit seiner lateral konvexen Biegung in Höhe

des Hüftgelenks und ist an einem, mit dem Nierenfettkörper in Verbindung stehenden, ebenfalls stark fetthaltigen Eigengekröse aufgehängt. Der nicht vom Pansen eingenommene kaudale Bauchhöhlenraum ventral der linken Niere, bzw. der Pars sigmoidea des Colon descendens wird von den Schlingen der Scheibenschleife des Colon einerseits und ventral von Jejunumgirlanden andererseits ausgefüllt, welche zwischen dem dorsalen und ventralen Endblindsack des Pansens als nach links abgedrängte Teile der Darmscheibe angetroffen werden. Sie sind im Bereich des ventralen Pansensackes vom parietalen Blatt des großen Netzes umgeben, welches zur linken Längsfurche des Pansens zieht. Das blinde Ende des Caecum ist hinter dem ventralen Endblindsack des Pansens ersichtlich. Es stellt sich in mehreren und ventral vom Schambeinkamm liegenden Windungen dar.

Der ventrale Pansensack liegt links und ventral unmittelbar der Bauchwand an. Seine Eingeweidefläche ragt rechts wenig über die Medianlinie. Mit dem saccus caecus caudalis reicht er etwas weiter beckenwärts als der dorsale Blindsack. Die kraniale Begrenzung bildet der Labmagen, der sich mit der linken Seite seines Fundusteiles zwischen Haube und ventralen Pansensack schiebt. Unter Berührung der linken Bauchwand kommt er so auf den Schwertfortsatz des Sternum zu liegen.

Auf der rechten Seite der Bauchhöhle sind Abweichungen in bezug auf die Lage ihrer Organe nicht so deutlich ausgeprägt wie links. Zur Erklärung dieses Befundes mögen die folgenden Gesichtspunkte herangezogen werden. Wie Andres, Kolda und Lagerlöf darstellen konnten, reicht der hochträchtige Uterus der Wiederkäuer nach vorne bis zum Schaufelknorpel. Er nimmt nun die ganze ventrale Bauchpartie ein unter Verdrängung der in der Bursa supracornualis gelegenen Darmteile nach dorsal und links. Im zeitlichen Zusammenhang mit dem Fortschreiten des Prolaps- und Inversionsvorganges an den Uterushörnern erfolgt ein Nachrücken der verdrängten Eingeweideteile. Dabei sind natürlich die an ausgedehnten Mesenterialplatten aufgehängten Teile des Darmes, vor allem die „Schleifenscheibe“ des Colon ascendens und der das letztere umgebende Faltenkranz des Jejunum zu einem größeren Exkursionsvermögen gegenüber der unbeweglicheren Masse der Vormägen befähigt. Diese dynamischen Teile des Eingeweideblockes haben sich sogar — wie schon beschrieben — bis in den linken caudalen Quadranten der Bauchhöhle, hinter den Pansen, ventral der linken Niere

eingeschoben. Nach Kolda ist eine derartige Lage für diese caudal aus der Bursa supraomentalis herausragenden Darmteile auch im Normalfalle häufig gegeben. Hier steht sie im Zusammenhang mit der Rechtsdrehung des noch wenig involvierten linken Hornendes, welches um 90^0 nach rechts gedreht ist und sich unter Einnahme des Platzes der Jejunumschlingen in den rechten Teil der Regio hypogastrica hinein erstreckt.

Die übrigen Organe der rechten Hälfte der Bauchhöhle besitzen entweder durch ein kürzeres Mesenterium eine geringere Ausweichfähigkeit (ansa proximalis Coli, Duodenum descendens) oder sind, wie die Leber, die rechte Niere und das Pankreas mit seinen an ihm verlöteten Darmteilen (ansa distalis Coli, Duodenum ascendens) an der rechten — oder dorsalen Bauchwand durch Verwachsung fixiert. Diese verlöteten Teile der Bauchhöhlenorgane (vgl. Krüger) unterliegen, wie schon Lagerlöf feststellt, im Verlaufe der Trächtigkeit bzw. bei puerperalen Zwischenfällen keinen Veränderungen. Es erübrigt sich deshalb, näher auf eine Beschreibung ihrer Lageverhältnisse einzugehen.

Abschließend ist also festzustellen, daß nur auf der linken Seite augenfällige Veränderungen vorliegen infolge der Kranialverschiebung des ventralen Pansensackes und der Haube, verbunden mit einer brusthöhlenwärts gerichteten Ausbuchtung des Zwerchfells bis zur fünften Rippe.

Da bisherige Beschreibungen (Andres, Kolda) nur bei trächtigen Tieren eine postmortal beobachtete Kranialwölbung des Diaphragmascheitels über die siebente Rippe hinaus erwähnen, ist es naheliegend, diese Zwerchfellstellung als Folgeerscheinung der vorausgegangenen Trächtigkeit zu betrachten. Ein unmittelbarer Zusammenhang mit dem Prolapsgeschehen kann jedoch nicht abgeleitet werden.

Auswirkung des Prolaps auf die Lage des Geschlechtsapparates

I. Normalanatomische Verhältnisse

Besonders auffallend sind die Lageveränderungen welche sowohl an der Gebärmutter als auch an den übrigen, zum Genitalapparat gehörenden Organen zu beobachten sind. Bevor diese nun im einzelnen dargestellt werden, sei ein kurzer Abriß der normal-anatomischen Situation des Geschlechtsapparates der Ziege vorweggenommen, wie diese den Beschreibungen von Beck, Seiferle und neuerdings van der Wall zu entnehmen ist.

Der Uterus der Ziege, welcher nach Seiferle als „Uterus bicornis subseptus“ bezeichnet wird, besitzt beim Übergang seiner Hornenden in den Eileiter zwei aufeinanderfolgende charakteristische Spiralen. Diese rollen sich in ventrolateraler Richtung auf. Aus dem nach vorne ziehenden Teil der zweiten Spirale entwickelt sich unter stetiger Abnahme des Querdurchmessers eine kleine Windung. Sie verläuft im umgekehrten Sinn und führt in das durch die zentrale Achse der beiden Spiralen verlaufende Übergangsstück zur Tube. Letztere liegt zunächst auf kurzer Strecke dem geraden Teil des Uterus lateral in Richtung des Beckens an. Ihr weiterer Verlauf führt sie um die Konvexität der Spiralen und zum freien Rand der Mesosalpinx.

Die Eileiterfalte geht aus einer muskulösen Grundplatte hervor, die im Lig. latum eingelagert ist. An ihrem Rande zieht der Eileiter lateral und aufwärts. Später liegt er in dem sich kontinuierlich verbreiternden Gekröseblatt, welches als „Mesosalpinx propria“ die laterale Begrenzung der Bursa ovarica darstellt. Mit ihrem Eintritt in die kaudal geöffnete Eierstockstasche geht die Tube in zunehmend geschlängelter Form in ihre Ampulle über. Sie läßt sich sodann in kranialer Richtung bis in die hier als Sonderbildung vorkommende kapuzenförmige Ausfaltung der Bursa ovarica verfolgen. Nach Erreichen der Kapuzenspitze wendet sich der Eileiter im spitzen Winkel wieder rückwärts, wobei er sich allmählich zum Infundibulum erweitert. Hierunter versteht man das dreieckige, mit einer feinen Längsfältelung versehene Tubenende, dessen Fimbria ovarica den Eierstock an seiner kranio-dorsalen Extremitas tubaria erreicht. Außerdem gibt es noch die dem freien Rande der Mesosalpinx anhaftende „Fimbria mesosalpingica“ sowie die den letzteren überragende „Fimbria libera“.

Die Bursa ovarica wird medial vom Ovar selbst und den Keimdrüsen begrenzt (Lig. ovarii cran. und prop.).

Über die Lagebeziehung des Eierstocks zu seiner Tasche läßt sich auf Grund der genannten Literaturangaben kein klares Bild entwerfen. So hebt Beck z. B. hervor, daß bei einem, den topographischen Verhältnissen gerecht werdenden Präparat der „Sack“ der Mesosalpinx über den Eierstock gezogen sei, so daß dieser „wie in einen Mantel gehüllt“ läge. Van der Wall stellte dagegen fest: „Das Ovar liegt medial am Rande dieser Tasche und kann nur durch besondere Bewegungen und Verlagerungen der Mesosalpinx in das Lumen der Bursa ovarica zu liegen kommen.“ Da beide Darstellungen Bilder unterschiedlicher cyclischer Stadien wiederzugeben scheinen, kann in diesem Zusammenhang eine gewisse Variabilität innerhalb der Lageverhältnisse angenommen werden.

Das Ovar stellt auf Grund zahlreicher Arbeiten ein ovales bis rundliches Gebilde dar. Es besitzt einen kaudo-dorsalen Margo mesovaricus, einen kranio-ventralen Margo liber, bei kranio-dorsal gerichteter Extremitas tubaria und kaudo-ventraler, etwas nach medial orientierter Extremitas uterina. Der Eierstock befindet sich auf der dorso-medialen Fläche des Lig. latum und ist kranio-ventral am distalen Ende des Mesovariums befestigt. Dieses Aufhängeband des Organs entspringt dorso-lateral des 6. Lendenwirbelfortsatzes und enthält die Gefäßschlingen der A. und V. spermatica int. Gut ausgeprägt ist bei der Ziege auch ein Lig. ovarii cran. (Eierstocksnierenband), welches retroperitoneal als stark muskulöser Strang aus der Nierengegend dem Ovar zu-

zieht. Aus diesem fast 2 mm dicken Muskelstrang zweigt etwa 1 cm vor Erreichen des Eierstocks ein medialer Schenkel zur *Extremitas tubaria* des Organs ab. Die Hauptmasse vereinigt sich lateral mit der muskulösen Grundplatte der *Mesosalpinx*. Am kaudalen Pol des *Ovariums* entspringt das *Ligamentum ovarii proprium*, welches in kaudaler Richtung der Grundplatte der Eileiterfalte parallel läuft und sich an der medialen Begrenzung der *Bursa ovarica* beteiligt.

II. Topisch-veränderte Verhältnisse des Vorfalles

Ein Vergleich der geschilderten, unter normalen Umständen angetroffenen Verhältnisse mit dem vorgefallenen und zum Teil eingestülpten Genitale ist nicht ohne weiteres möglich. Sind doch die ohnehin im Verlaufe der Trächtigkeit gedehnten und vergrößerten Adnexe des Uterus im Gefolge von Prolaps und Inversion in extremer Weise angespannt und zugleich erheblichen Torsionen unterworfen. Dazu muß noch berücksichtigt werden, daß der vorgefallene Uterus an der Involution gehindert ist.

An dem mir zur Verfügung stehenden Material ist das rechte Horn sowie das *Corpus uteri* und die gesamte *Cervix* prolapiert und eingestülpt. Das linke Horn dagegen ist nur teilweise in den Vorfall einbezogen und nicht invertiert. Es erstreckt sich von der unmittelbar hinter der Vaginalöffnung gelegenen, nach außen gekehrten Bifurkationsstelle aus im umgewendeten Uterusanteil cranial und ragt hier aus dem „Inversionstrichter“ in die *Regio hypogastrica* hinein. Dieser Übergang der *Vagina* in den eingestülpten Teil befindet sich noch im intraperitonealen Bereich des Geschlechtsapparates, so daß von dem ventral am Vaginalboden gelegenen *Orificium externum* aus der umgewendete *Cervicalkanal* caudalwärts führt. Es liegt also in dem erweiterten Scheidenrohr die, in den Vorfall führende, elongierte *Cervix*, wobei deren fast vollständig verstrichene Schleimhautfalten der *Mucosa vaginalis* gegenüberliegen (Abb. 2:4). Dagegen entsprechen die von der Bauchhöhle aus zugänglichen „inneren“ Wandflächen des umgestülpten *Canalis cervicis* dessen eigentlicher mit *Serosa* überzogener Außenwand. Das Peritoneum schlägt sich am Rande des Einstülpungsbereiches auf den Endabschnitt der Scheide um und überzieht dorsal den *Fornix vaginae* auf eine Strecke von etwa 2 cm, um anschließend in der *Excavatio rectouterina* in den *Serosa*überzug des Mastdarms überzugehen.

Ventral der bauchhöhlenwärts vom Inversionstrichter befindlichen Hornspitze liegt die Harnblase. Ihre Lage innerhalb der *Regio hypogastrica* ist nicht beeinträchtigt worden. Die in die Beckenhöhle

führende Harnröhre liegt der ventralen Scheidenwand an und mündet unterhalb des invertierten rechten Hornes im Bereiche des vollkommen erschlafften Hymnalringes in das Vestibulum vaginae.

Die strangartig gestrafften Bänder des Mesometrium sind infolge des Vorfalles mit dem caudalwärts verlagerten Uterus in den Trichtergrund hineingezogen worden und befinden sich zu beiden Seiten im Innenraum des invertierten Cervix-Uterustraktes (vergl. Abb. 2).

Der in die Bauchhöhle hineinreichende linke Hornabschnitt der Gebärmutter wendet sich nach anfänglichem, cranioventralen Verlauf in einem hufeisenförmigen Bogen wieder zum Einstülpungstrichter zurück. Die große Krümmung dieser kranialkonvexen Hornwindung liegt auf dem Fundus der dorsoventral komprimierten Harnblase. (Vergl. Abb. 1: C. s., V. u.) Beide „Hufeisenschenkel“

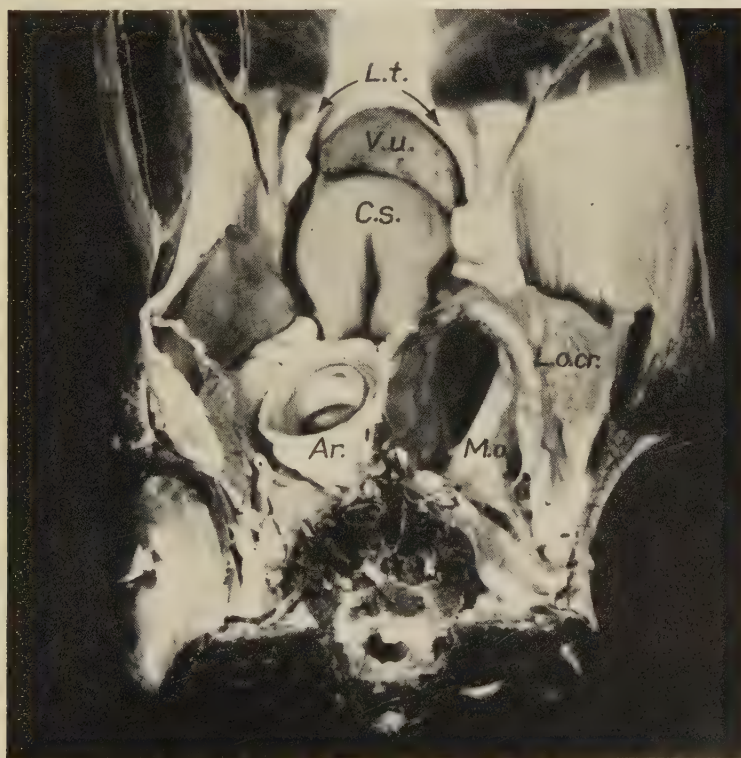


Abb. 1. Lage des linken Hornendes des Uterus in der Beckenhöhle bei cranialer Ansicht. Querschnitt in der Höhe des 6. Lw. Cs = Cornu sinister uteri; Vu = Vesica urinaria; Ar = Ampulla recti; Mo = rechtes Mesovarium, in den Inversionstrichter ziehend; L. o. cr. = rechtes Lig. ovarii craniale (Eierstocksnierenband) mit cranial abgeschnittenem Eigengekröse; L. t. = Linea terminalis.

sind bilateral zusammengedrückt, besitzen einen seitlichen Durchmesser von etwa 4 cm und messen vom Rande des Inversionstrichters bis zum Scheitel der beschriebenen Bogenkonvexität etwa 11 cm. Der zurücklaufende Schenkel biegt vor Erreichen des Einstülpungsrandes wieder cranial um, wobei er sich auf etwa $\frac{1}{4}$ seines bisherigen Umfanges verjüngt.

Er verläuft nun auf eine Strecke von 4 cm cranial an der Innenseite des, den Inversionstrichter verlassenden, cranial führenden Schenkels, um anschließend zum zweitenmal mit einer wiederum kranial geschlossenen Kurvatur umzubiegen. Es entsteht auf diese Weise zwischen den Schenkeln der ersten großen Hufeisenschlinge eine weitere kleinere, die ebenfalls einen kranial und einen kaudal gerichteten Schenkel besitzt. Mit ihrem Bogen läuft diese kleine Schlinge parallel der Konvexität der großen, jedoch ist sie weiter kaudal unter dem Übergang des Colon sigmoideum in das Rectum gelegen. Ihr kaudal führender Schenkel biegt auf ein kurzes Stück noch einmal kranial um und leitet über in die Tube. Diese zieht unter der zuletzt beschriebenen kleinen Windung des linken Hornes ventral hindurch und erreicht medial den aus dem Inversionstrichter heraustretenden geraden Teil des Hornes. In seinem weiteren Verlauf begleitet der Eileiter das letztere im umgewendeten Cervixkanal auf eine Strecke von 5 cm. Auf diesem Wege liegt er ganz am Rande des strangförmigen Lig. latum, bis er mit der sich im spitzen Winkel kranialwärts vom Bandzug des Mesometrium abspaltenden Mesosalpinx zum linken Ovar gelangt. Dieses liegt unmittelbar kaudal vom Inversionstrichter.

Wenn man von den normalen Verhältnissen ausgeht, ist also an dem, in der Bauchhöhle verbliebenen Endteil des linken Hornes, dessen charakteristische Doppelspirale wieder zu erkennen. Sie ist jedoch in der gegebenen Situation in ihrer Größenausdehnung verändert. Vor allem ist zu berücksichtigen, daß sich das gesamte Horn innerhalb des Prolaps aus der normalen Lage um 90° nach rechts gedreht hat. Deswegen ist die stets bei der Ziege anzutreffende, zweifache ventrolaterale Aufrollung nun in die Horizontalebene verlagert. Der größeren proximalen Spirale des normalen Hornendes entspricht hier die mächtige, kranioventral gerichtete erste Umbiegung. Sie erstreckt sich infolge der vorausgegangenen Gravidität weit in kranialer Richtung in die Bauchhöhle hinein. Auf diese Weise entstehen ihre beiden langgezogenen Schenkel, zwischen welchen sich die, der zweiten Spirale vergleichbare, kleinere Win-

dung befindet. (Vergl. Abb. 2.) Aus letzterer geht dann auch folgerichtig ein kurzes Überleitungsstück zum Eileiter hervor. Der Durchtritt der Tube unter den gewundenen Teil des linken Hornes bis zu dessen geraden Teil, vollzieht sich ganz wie im Normalfalle, nur daß sich auch das Tubenübergangsstück sowie der Anfangsteil der Tube offensichtlich durch Zunahme an Querdurchmesser und Länge der allgemein veränderten Situation angepaßt haben.

Der gerade Teil des linken Hornes ist größtenteils mit in den Prolaps einbezogen. Anfangs in dem 9 cm langen, umgestülpten Zervixkanal gelegen, erstreckt er sich bis zur proximalen Hälfte in das rechte Horn hinein. Insgesamt sind also $\frac{2}{3}$ des Hornes aus dem Beckenbauchraum nach außen verlagert worden.

Dabei ist das linke Horn an der linken Seite des sackartig erweiterten Prolaps gelegen und buchtet dort dessen Außenwand vor. Distal scheint es blindsackartig gegen das Lumen des umgebenden rechten Hornes zu endigen. Bei eingehender Untersuchung zeigt sich jedoch, daß es nicht allseitig frei innerhalb des umgewendeten Prolaps liegt, sondern sich links mit der linken Wand des invertierten Hornes vereinigt hat. (Abb. 2:3.) In dieser gemeinsamen Wand ist das „Septum medianum“ wiederzuerkennen, welches beim normalen Uterus bicornis compositus (Nickel) durch die Verschmelzung der Anfangsteile der beiden Hornrohre zu einem nach außenhin in Erscheinung tretenden „Pseudokörper“ entstanden ist. Durch die vollständige Umstülpung und den Vorfall des rechten Hornes, des eigentlichen Corpus uteri und der Cervix, wurde das linke Horn durch seine innige Verbindung mit dem rechten im Bereiche ihrer gemeinsamen Scheidewand mit in den Prolaps hineingezogen. Damit ist auch der Zugang in das linke Horn, die Bifurcatio uteri caudalis (Abb. 2:B) (Preuß), nach außen verlagert worden, wo er auf der linken Außenseite des Prolaps wenige Zentimeter caudal des Wurfs als spaltartige Öffnung in Erscheinung tritt. Die Darstellung, der, durch die Einstülpung komplizierten Verhältnisse an der Bifurkation wird ergänzt durch das Lig. intercornuale (Abb. 2:L. i. c.). Diese Bauchfellduplikatur verbindet die beiden auseinanderweichenden Uterushörner an der äußerlich sichtbaren „Bifurcatio uteri cranialis“ der unveränderten Gebärmutter. Am Prolaps entspringt sie von der serosaüberzogenen, blindendigenden Kuppe des linken Hornes, kurz vor dessen Verschmelzung mit der Wand des invertierten Hornes und ist als deutliche Falte in der innen gelegenen Serosa des Prolaps auf eine Strecke distal zu verfolgen. Mit der vollständigen Eröffnung

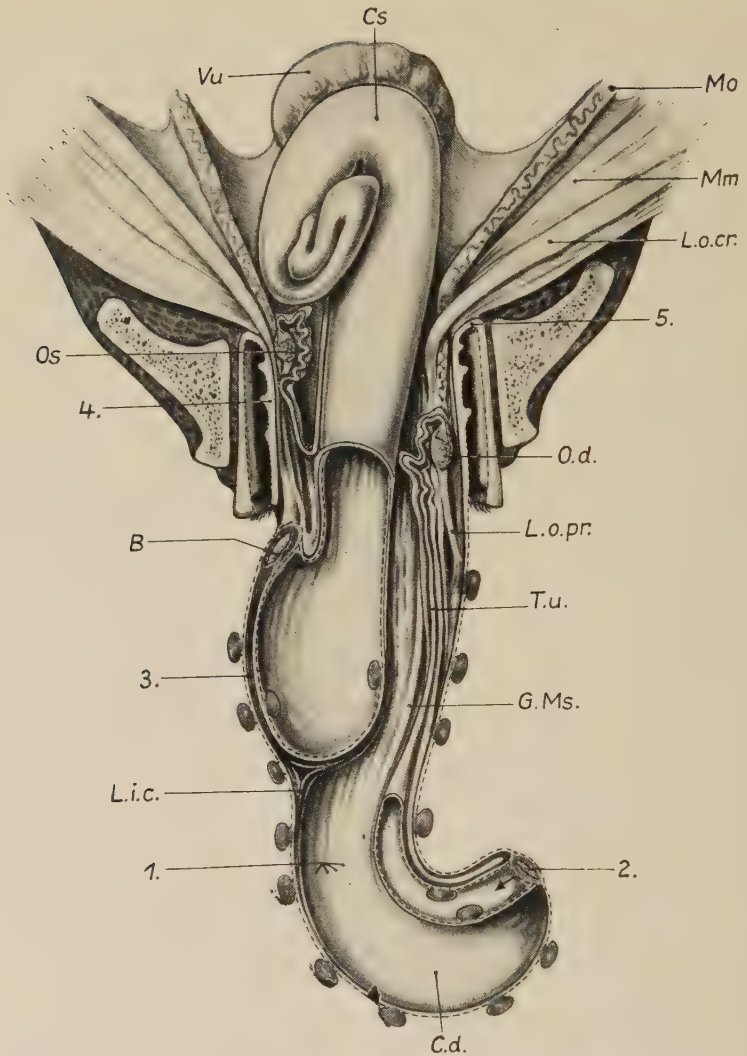


Abb. 2. Schema der vorgefundenen topischen Verhältnisse des unvollständig prolabierte und invertierten Uterus. (Dargestellt am eröffneten Prolaps).

C. d. = rechtes Horn; C. s. = linkes Horn; V. u. = Harnblase; O. d. = rechter Eierstock; O. s. = linker Eierstock (wie O. d. lateral von der Bursa ovarica liegend); B. = Bifurcatio uteri caudalis mit der durch die Inversion nach außen gelangten Öffnung in das linke Horn; T. u. = rechter Eileiter in der Mesosalpinx; M. o. = Aufhängeband des rechten Eierstocks (Mesovarium) mit A. u. V. Spermatice interna; M. m. = Breites Mutterband (Mesometrium); L. o. cr. = Eierstocksnierenband (Lig. ovarii cran.) durch Rechtsdrehung beim Vorfall um M. o. gewunden; G. Ms. = muskulöse Grundplatte der Eierleiterfalte; L. ic. = Lig. intercornuale, die Trennung der Hörner anzeigend; 1 = Anheftungslinien des Mesometrium am rechten Horn; 2 = Öffnung in das durch den Zug der Bänder von der Inversion zurückgehaltene Ende des rechten Hornes; 3 = gemeinsame Wand des parallel verlaufenden Abschnittes der beiden Hörner; 4 = nach außen umgewendete Wand des Cervikalkanals mit den verstrichenen Ringen des Faltenkranzes; 5 = Einstülpungsstelle am äußeren Muttermund.

des äußeren invertierten Hornes besteht nun auch hier die Möglichkeit eines Vergleiches mit dem in seiner Funktion nicht gestörten Uterus.

Im Zusammenhang mit der Untersuchung der Verhältnisse am noch lebenden Tier wurde schon auf die Rechtsdrehung des vorgefallenen Hornes hingewiesen. Während dessen proximale Hälfte durch die in ihm enthaltenen Anteile des linken Hornes einen Querdurchmesser von etwa 5,5 cm besitzt, beginnt sich sein Lumen im distalen Abschnitt zu verringern. Hierbei kommt zusammen mit einer verstärkten Spiralbildung die erwähnte halsartige Einschnürung zustande. Auch der im distalen Abschnitt auftretende Verlauf gibt, wenn auch auf Grund der Größenzunahme und der Einstülpung nicht mehr deutlich erkennbar, die beim Ziegenuterus typische Doppelspirale des Hornendes wieder. Es bleibt jedoch dabei ein Rest des Hornes von der Umstülpung ausgenommen. Wie schon erwähnt, führt nämlich vom distalen, nach rechts biegenden Ende des Prolaps eine trichterförmige Einziehung (Abb. 2: 2) in die nicht invertierte Hornspitze, die nun im Inneren der angedeuteten zweiten Spirale an der nach rechts gerichteten Windung entlang auf eine Strecke von etwa 13 cm zurückläuft. Sie büßt dabei mehr und mehr an Dicke ein. Kurz vor dem Eintritt in die proximale Hälfte des Prolaps hat sich ihr allmählicher Übergang in den Eileiter vollzogen. Es entspricht also das nicht eingestülpte Stück des rechten Hornes dem aus der zweiten Spirale hervorgehenden, im umgekehrten Drehsinne laufenden Übergangsteil zum Eileiter, bevor dieser zwischen die Spiralwindungen tritt.

Die Tube im eigentlichen Sinne besitzt von der Stelle ab, wo sie dem im Prolaps liegenden Teil des linken Hornes gegenüberliegt, ein eigenes, anfangs etwa $\frac{1}{2}$ cm langes Gekröse. Dieses nimmt seinen Ursprung von einer taenienartigen Muskelplatte (Abb. 2: G. M. s), die sich innen an der rechten Seite des prolabierte Hornes allmählich entwickelt und schließlich als etwa 9 mm breiter Streifen zur Austrittsstelle des Vorfalles zieht. Dort, wo diese Basalplatte der Mesosalpinx an der medialen Seite dem Lig. ovarii proprium gegenüberliegt, schiebt sich der Eileiter unter zunehmender Schlängelung in seine Falte hinein, welche sich zur Bursa ovarica umbildet. Die Eierstocktasche besitzt eine Tiefe von 4 cm bei einer Längsausdehnung von etwa 6 cm. In ihrem Bereich gelangt die Tube in den intravaginalen Bereich des Prolaps, der an seiner Außenwand die für die Cervix charakteristischen, nunmehr fast verstrichenen Faltenkränze trägt (Abb. 2: 2). Etwa 2 cm rechts vor der Wurfspalte

befindet sich an seiner serosabekleideten Innenwand das rechte Ovarium (Abb. 2: O. d.). Es ist ein länglicher, ellipsoider Körper, dessen Pole sich ganz der Richtung des Prolapses angepaßt haben. Seine medialgerichtete mesosalpingeale Seite trägt zwei weißlichgraue Corpora lutea. Seine Maße übertreffen mit einer Länge von 3,2 cm, einer Breite von 1,1 und einer Höhe von 1,9 cm die diesbezüglichen Angaben von Beck und van der Wall (Beck: 15 mm, 10 mm, 7 mm, van der Wall: 1,6—1,8 cm, 1,2—1,8 cm, 1,1—1,4 cm). Befestigt ist er durch das von ventro cranial und lateral an den Eierstock herantretende Mesovarium, welches am cranialen Pol noch durch das breite, muskelstarke Lig. ovarium craniale verstärkt wird. Von seiner caudalen Extremitas uterina geht das starke Lig. ovarii proprium hervor. Es bildet in unserem Präparat die laterale Begrenzung der Bursa ovarica und ist als 5 mm breites Band auf eine Strecke von 3 cm an der Prolapsinnenfläche zu verfolgen. Die mediale Begrenzung bildet das als Mesosalpinx propria bezeichnete, breite Gekröseblatt, welches am cranialen Tubenende des Ovars gemeinsam mit dem Lig. ovarii craniale und dem Mesovarium ansetzt (vgl. Abb. 2).

Offensichtlich wirkt sich der Zug in caudaler Richtung, der mit dem Vorfall einhergeht, insbesondere auf die Lage des Eierstocks und seiner Bänder aus. So ist das rechte Ovar, welches normalerweise in Höhe der Linea terminalis liegt, weit in den Inversionstrichter hineingerückt und liegt fast schon am Beckenausgang. Innerhalb des Prolaps entspricht seine Lage dem Übergang des Zervixkanals in das Corpus uteri am verstrichenen Orificium internum cervicis. Da sich das Doppelblatt des Mesometrium am Uterus in dessen peritonealem Überzug fortsetzt, sind mit der Einstülpung des rechten Uterushornes auch die an diesem ansetzenden Teile des Lig. latum sowie die Keimdrüsenadnexe in den Vorfall mit hineingezogen worden.

Da als weiteres komplizierendes Moment auch eine Rechtsdrehung des vorgefallenen Hornes hinzukommt, sind die im Lig. latum verlaufenden Bandzüge am Eingang in den Inversionstrichter überkreuzt, so daß das gefäßführende medial gelegene Mesovarium unter das im Verlaufe der Gravidität zu einer starken Muskelplatte umgebildete Lig. ovarii craniale (das Eierstocknierenband) tritt und nun von der lateralen Seite her zum Eierstock zieht (vergleiche Abb. 2: bei 5). Letzterer ist deshalb um die Achse seines Ansatzes am Mesovarium, von dessen medialen Rande er im Normalfalle herabhängt, so gedreht, daß er nunmehr von ventral her befestigt erscheint.

Damit haben sich alle topischen Beziehungen des Organs geändert. So ist die von der Mesosalpinx bedeckte Facies lateralis zur medialen Seite hin, die freie Facies medialis nach der Außenseite hin orientiert. Ebenso verhalten sich der von kranioventral nach dorsal verlagerte Margo liber und der von kraniodorsal nach ventral gewendete Margo mesovaricus des Eierstocks. Auch das linke Ovar liegt im Inversionstrichter, jedoch ist es nicht so weit in diesen hineingezogen worden wie das rechte. Es findet sich an der linken „Innen“-wandfläche der eingestülpten Cervix unmittelbar hinter deren zur Bauchhöhle hin geöffneten Einstülpungsrand. Auch hier ist der zwar nur partielle Vorfall des linken Hornes Ursache dieser Ortsveränderung.

Der Raum zwischen der linken Seite des Prolapsrohres und dem in ihm liegenden Anteil des linken Hornes ist bis zur gemeinsamen Wand beider Hornröhren ausgefüllt durch das Lig. latum. Dieses ist durch seine, an dieser Stelle besonders starken, Muskelzüge zu einer der vorgetretenen Bifurcationstelle vorgelagerten, kompakten Muskelplatte verkürzt, in welche auch die muskulösen Verstärkungen der Aufhängebänder des Eierstockes einstrahlen. Diese imponieren im Inversionsbereich als dicht zusammenliegende Stränge.

Ebenso wie beim rechten Eierstock ist der freie Rand des linken Ovars lateral gerichtet. Medial und dorsal wird es umhüllt von der Bursa ovarica, deren blind endigender Teil mit ihrer Kapuzenfalte sich noch etwa 3 cm cranial der Extremitas tubaria erstreckt. Auch links hat also offensichtlich eine Drehung um die Befestigungsachse des Eierstockes stattgefunden, jedoch im Gegensatz zu rechts direkt am Mesovarialansatz des Organs, so daß nur die caudal ziehenden Keimdrüsenadnexe, das nun lateral gelegene Lig. ovarii proprium und die Mesosalpinx ihre Lage gewechselt haben. Auch der linke Eierstock trägt ein grauweißes Corpus luteum.

In diesem Zusammenhang soll auch auf die Muskulatur des Beckenausganges bei der Ziege eingegangen werden. Sie verhält sich ähnlich wie beim Schaf und hat bisher noch keine eingehendere Beschreibung gefunden. Da dies in einer eigenen Arbeit dargetan wird, soll hier nur folgendes angegeben werden:

Bei der Ziege wird das Diaphragma pelvis durch den „M. ischio-pubo-coccygicus“ gebildet. Dieser setzt sich zusammen aus dem M. coccygicus lateralis (M. coccygicus im eigentlichen Sinne) und einen M. coccygicus medialis (M. levator ani). Während der M. coccygicus lateralis ein reiner Schwanzmuskel bleibt, zieht der

M. coccygicus medialis außerdem noch mit einigen Fasern zum Mastdarm und steht in bindegewebiger Verbindung mit der Muskulatur des Genitaltraktes. (Diaphragma urogenitale.)

Bei der Präparation zeigten diese Muskel einen maximal gestreckten Zustand, was eine entsprechende Erweiterung des „Levator torsores“ zur Folge hatte. Eine morphologisch erkennbare Veränderung dieser Muskulatur war beim Vergleich mit dem präparierten Beckenausgang von zwei gesunden Tieren nicht festzustellen.

Schlußbetrachtung

Das Erscheinungsbild des Prolaps eines Uterus bicornis ist abhängig von der Länge und dem Tonus seiner Aufhängebänder. Diese werden in manchen Fällen durch die beim kleinen Wiederkäuer häufige Mehrlingsträchtigkeit überdehnt und erfüllen deshalb die Funktion nicht mehr, den nunmehr um ein Mehrfaches vergrößerten Uterus, an der Bauchwand zu fixieren. Daß die Dehnung der Mutterbänder ihre Grenzen hat, ist in dem besprochenen Falle an der nicht gänzlich erfolgten Inversion des linken Hornes ersichtlich, dessen Spitze durch den Ansatz des Mesometrium sowie der Mesosalpinx zurückgehalten wird. Benesch bemerkt dazu: „Eine vollständige Umstülpung des Uterus kommt ohne Zerreißen der Mutterbänder nicht vor.“ Gleichzeitig mit der Verlängerung des Lig. latum uteri wird dieser Aufhängeapparat noch dadurch geschwächt, daß mit der Umfangsvermehrung und Verlängerung der Hörner während der Trächtigkeit die Anheftungspunkte der doppelblättrigen Serosa sowie der Muskularis des Parametrium am Fruchthalter immer weiter auseinanderrücken. Stellt sich nun post partum eine Atonie der Uteruswand ein, so ist die Tragkraft und Fixationsfähigkeit der Uterusbänder gegenüber dem in seine alte Lage zurückdrängenden Eingeweideblock überfordert. Das schwerere und umfangreichere Horn — in diesem Falle das ehemals zwei Früchte enthaltende rechte — stülpt sich ein und fällt vor. Dabei muß stets das zweite Horn durch seine Verbindung in der gemeinsamen Wand der parallel laufenden Hornabschnitte mit kaudalwärts gezogen werden. Es befindet sich dann, ohne umgestülpt zu sein, in dem invertierten und vorgefallenen Anteil des Uterus. Dieser erstreckt sich nun auch außer dem umfangreicheren ehemals meistgraviden Horn auf das Corpus uteri und die Zervix. Am äußeren Muttermund, mitunter jedoch erst am Hymenaling,

kommt der Inversionsvorgang zum Stillstand. Die Gefahr des Mitgerissenwerdens von Dünndarmanteilen in den Prolaps ist beim mehrlingsgraviden kleinen Wiederkäuer unerheblich, weil der zur Bauchhöhle hin geöffnete Inversionstrichter durch den mächtigen Pfropf des in ihm verlaufenden, ehemals gleichfalls graviden zweiten Hornes, ausgefüllt und damit verschlossen wird. Bei dem in der Regel nur mit einer Frucht graviden großen Wiederkäuer ist eine derartige Möglichkeit eher gegeben. Hier wird in gleicher Weise das nichtträchtige Horn mit nach auswärts gezogen. Dieses vermag aber auf Grund seines geringeren Umfanges den Eintritt von Leerdarmschlingen in den Inversionstrichter nicht zu verhindern.

Die Öffnung zu dem im Prolaps befindlichen Horne findet sich außen an der vorgefallenen Bifurkationsstelle an der dem Horne gleichsinnigen Seite. Inwieweit sie eine Gelegenheit zur Sondierung dieses Hornes bei Enthalten einer noch nicht geborenen Frucht im Verlaufe eines Spontanprolapses während der Geburt darstellt, müßten praktische Erfahrungen entscheiden.

Bemerkenswert ist, daß beim Vorfall des Uterus auch die Ovarien einem Descensus in kaudaler Richtung unterliegen, der im Falle des invertierten Hornes den Eierstock der entsprechenden Seite sogar bis in den Bereich der Prolapsaustrittsstelle herabtreten lassen kann.

Obwohl das Studium des einen Falles nicht in die Lage versetzt, über die vielen Theorien von der Ätiologie des Prolaps bei Mensch und Tier ein Urteil zu fällen, scheint doch grundsätzlich für die Auslösung des Prolaps das Mißverhältnis ausschlaggebend zu sein, welches zwischen dem herabgesetzten Tonus von Fixationsapparat und Wand des Uterus einerseits und dem post partum, durch Wegfall der Verdrängungskraft der ehemals trächtigen Gebärmutter freiwerdenden Eingeweidedruck andererseits, vorhanden ist.

Diese Gegebenheiten sind zwar als topischer Zustand durch die Sektion nur andeutungsweise erfaßbar, dürften aber trotz unterschiedlicher Körperhaltung bei Mensch und Tier in gleicher Weise vorliegen.

Zusammenfassung

Der sowohl beim Menschen als beim Tier häufig vorkommende Vorfall des weiblichen Genitales während oder nach der Geburt stellt eine Erscheinung dar, welche gegenüber dem Normalzustand erheblich veränderte topische Verhältnisse aufweist. Diese betreffen nicht nur den Geschlechtsapparat selbst, sondern wirken sich vor

allem beim aufrechtstehenden Menschen auf die Eingeweidelage im gesamten Beckenbauchraum aus. Da beim Uterus bicornis der Tiere diese Verhältnisse bisher ausschließlich vom Standpunkt der Klinik betrachtet worden sind, werden nach eingehender Untersuchung und Beschreibung der invertierten und prolabierten Gebärmutter einer Ziege die gefundenen Verhältnisse mit der Topographie des Beckenbauchraumes in Beziehung gesetzt. Hierbei können direkte topische Veränderungen nur am Geschlechtsapparat und seinen extrem gedehnten Adnexen nachgewiesen werden. Vor allem ist ein ausgeprägter Descensus der Ovarien von der Normallage in Höhe der Linea terminalis bis in die Gegend des Prolapsaustrittes zu bemerken. In der Bauchhöhle zeigt sich auf der linken Seite eine Kranialverschiebung der Vormägen mit Ausbuchtung der Zwerchfellsuppe über den fünften Intercostalraum hinaus (normale Lage: Höhe der siebenten Rippe). Diese Feststellung wird erklärt durch ein, im Gegensatz zu dem beweglicheren Dünndarmblock der rechten Seite, vermindertes Anpassungsvermögen der schweren Pansenmasse und in ursächlichen Zusammenhang gebracht mit dem durch Vorfall und Einstülpung an der Involution gehinderten Uterus. Als Ursache des Prolapses wird die Überdehnung der Mutterbänder und der atonische Uterus angesehen, welche dem kaudal gerichteten Druck der im Lauf der Gravidität verdrängten Darmteile keinen genügenden Widerstand entgegenzusetzen können. An der Muskulatur des Beckenausganges finden sich keine morphologischen Veränderungen, die für eine maßgebliche Rolle im Sinne eines Versagens bei der Entstehung des Prolapses sprechen. Obwohl beim Menschen gegenüber dem Tier unterschiedliche statische und anatomische Bedingungen vorliegen, dürfte im Prinzip kein Unterschied in bezug auf die Ausgangsursache des Prolaps zu finden sein.

Literaturverzeichnis

- Ackerknecht, E.: Die Geschlechtsorgane in: Handbuch d. vergl. Anat. d. Haustiere von Ellenberger-Baum. 18. Aufl., Berlin (1943). — Andres, J.: Einfluß des trächtigen Uterus auf die Lage der inneren Organe direkt vor der Geburt. Zschokke-Festschrift. Zürich (1925). — Baier, W.: Die operative Behandlung des Prolapsus vaginae der Kuh. Proc. Int. Vet. Congr. Stockholm (1953), V. 175. — Beck, W.: Anat. u. hist. Unters. d. Eierstockes und Eileiters der Ziege. Inaug. Diss. Berlin (1912). — Benesch, F.: Tierärztl. Geburtshilfe und Gynäkologie. Wien (1952). — Demeter, H.: Diaphragma pelvis. MTW. 79 (1948), Nr. 41. — v. Eggeling, H.: Zur Morphologie der

Dammuskulatur. Morph. Jb. (1896). — Geiger, G.: Die anat. Grundlagen des „Hymenalringes“ beim Rinde. TU. Nr. 21/22 (1954). — Götze, R.: in Richter-Götze, Lehrbuch der Tiergeburtschilfe, Berlin (1950). — Halban und Tandler: Anatomie u. Ätiologie der Genitalprolapse. Wien (1907). — v. Jaschke, R.: Lageveränderungen der weiblichen Genitalien, in: Seitz-Amreich: Handb. d. Frauenheilkunde u. Geburtshilfe. 4, 2. Aufl. Wien (1944). — Künzel, E.: Zur prakt. Anat. des Beckenausganges beim Rinde. B. M. T. W. 65 (1952). — Kolda, J.: Zur Topographie des Darmes beim Schaf und bei der Ziege. Zschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 95 (1931). — Krüger, W.: Vgl. Entw.-Gesch. i. Dienste d. Lös. d. Homologisierungsproblems a. d. Darm- u. Gekröseabschn. des Menschen u. ein. Haussäug. Z. Anat. 90 (1929). — Lagerlöf, N.: Untersuchungen über die Topographie der Bauchorgane beim Rinde. Jena (1930). — Martin, E.: Der Haftapparat d. weibl. Genit. in Stöckl: Handbuch d. Gynäkologie 1 (1929). — Martin-Schauder: Anat. d. Haustiere. 3, Stuttgart (1938). — Preuß, F.: Beschreibung u. Einteilung d. Rinderuterus nach funktionellen Gesichtspunkten. Anat. Anz. 100 (1953/54). — Rendelstein, A. D.: Zur Frage der Ätiologie des Genitalprolapses. Münch. Med. Wschr. 97, Nr. 17 (1955). — Seiferle, E.: Über Art- u. Altersmerkmale der weibl. Geschl.-Organe unserer Haustiere. Z. ges. Anat. 101 (1933). — van der Wall, G.: Bursa ovarica des Schafes, der Ziege u. des Kaninchens. Inaug. Diss. Hannover (1951). — Zietzschmann-Nickel: Leitfaden der Anatomie d. Haustiere. Hannover (1950).

Buchbesprechungen

Rensch, B.: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Zweite, stark veränderte Auflage Ferdinand Enke, Stuttgart. 1954. XI, 436 Seiten. Mit 113 Abb. DM 49,20.

Die vor zwei Jahren erschienene zweite Auflage des inhaltsreichen, einen enormen Wissensstoff umfassenden Buches stellt in vieler Hinsicht ein neues Werk dar, das aber, trotz der Einarbeitung der inzwischen greifbar gewordenen ausländischen Literatur aus der Kriegszeit, infolge der gestrafften Darstellung, den Umfang des ersten Buches nur um wenig überscheidet. Es bedarf eines so vielseitig erprobten und erfahrenen Autors, um den auf alle biologischen Gebiete verteilten Stoff kritisch zusammenzustellen und zu einem einheitlichen zu verarbeiten. Auch wenn man gegen die Darstellung einzelne Einwände haben mag, so bleibt doch die kaum faßbare Arbeitsleistung des Verfassers bestehen. Wir können in diesem Rahmen das Werk nicht in allen Einzelheiten besprechen und greifen deshalb nur einige, für den vergleichenden Anatomen sehr wichtige Probleme heraus. Die seit etwa 100 Jahren intensiv betriebene Evolutionsforschung führte in den meisten Fällen zu einer Übereinstimmung der Meinung der Autoren in bezug auf die Evolutionsfaktoren und den Ablauf des Evolutionsgeschehens, die in diesem Ausmaße zunächst kaum zu erwarten war. Dennoch haben maßgebliche Autoren den Standpunkt nachdrücklich vertreten, daß die uns bekannten Evolutionsfaktoren, die die Entstehung der untersten systematischen Kategorien be-

dingen (Mikroevolution, oder mit Rensch richtiger „intraspezifische Evolution“), nicht hinreichen, die Entstehung der höheren Einheiten (Makro- oder transspezifische Evolution) zu erklären und daß die Regelhaftigkeit des Evolutionsablaufes, die wir in Stammbäumen aller systematischer Einheiten eindrucksvoll beobachten können, die Annahme immanenter, autonom wirkender Evolutionsfaktoren nötig mache. „Die Diskussion dieser transspezifischen Evolution ist heute eines der zentralen Probleme der Abstammungslehre“ (S. 1). Mit diesem Problem setzt sich Rensch vornehmlich auseinander. Für den Anatomen ist diese Frage wichtig, weil i. A. die Entstehung der Baupläne durch solche transspezifische Evolutionsschritte, die auf immanenten Evolutionsfaktoren beruhen sollen, versuchsweise erklärt wird. — Die innerhalb der Artgrenze wirksamen und ziemlich allgemein anerkannten Evolutionsfaktoren sind einerseits komplexe, andererseits anscheinend regellos wirkende Vorgänge, durch die die natürlich vorkommenden Formen der Rassen- und Artbildung, also die untersten phylogenetischen Schritte, erklärbar sind. Wenn der Nachweis gelingt, daß auch die transspezifische Evolution regellos verläuft, dann ist die Annahme immanenter, autonom wirkender Evolutionsfaktoren hinfällig, denn diese wird mit dem Hinweis auf Regelhaftigkeiten und Gesetzmäßigkeiten im stammesgeschichtlichen Bilde immer postuliert. „Eine solche richtungslose Evolution wird sich vor allem darin äußern, daß bei manchen Differenzierungen alle biologisch tragbaren Entwicklungsrichtungen eingeschlagen wurden. Natürlich ist es . . . schwer zu beurteilen, welche morphologischen oder physiologischen Strukturen ‚tragbar‘ sind, d. h. in welchem Ausmaße sie konstruktiv begrenzt sind und evtl. Auslesenachteile mit sich bringen, die zum schnellen Verschwinden entsprechender Mutanten führen“ (S. 64; i. Orig. teilw. gesperrt). Es ist nicht möglich, auf die lehrreichen und interessanten Beispiele näher einzugehen. Es wird an verschiedenen Organsystemen zahlreicher ausschließlich rezenter Tierstämme der Nachweis geführt, daß alle denkbaren und nach unserem derzeitigen Verständnis auch biologisch „tragbaren“ Differenzierungen auftreten. Auch die Evolutionsabläufe zeigen „fast alle denkbaren phylogenetischen Abänderungsmöglichkeiten“ (S. 72; Archallaxis, verschiedene Deviationen, Anabolie, Heterochronie usw.). Luxusbildungen sind als „tragbare Sinnlosigkeiten“ (S. 73) aufgefaßt; hier sei besonders auf die sehr richtige Deutung von Luxusbildungen hingewiesen, die auch dann solche sein können, wenn sie auch biologische Bedeutung haben mögen, etwa in Verhaltensweisen. Auch „Konstruktionsfehler“ sprechen gegen eine zielgerichtete Evolution. — Man versteht, daß Verf. sich auf Beispiele aus rezenten Formenkreisen beschränkt, obwohl er sich durchaus dessen bewußt ist, daß sich die Regellosigkeit der transspezifischen Evolution nur am historischen Evolutionsablauf unter Berücksichtigung jeder einzelnen Evolutionsphase nachweisen läßt. Ref. meint, daß es sogar unbedingt nötig wäre, diesen Nachweis an Stammesreihen, die heute in großer Zahl schon vorliegen, zu erbringen, denn gerade an ihnen wird ja immer das Gegenteil zu beweisen versucht. An solchen Reihen zeigt sich, auch wenn man immer mit der Lückenhaftigkeit des Materials zu kämpfen hat, besonders an fossil gut belegten Primitivgruppen das zunächst Indeterminierte des phylogenetischen Geschehens, das in jeder Evolutionsphase erfolgende Untergehen von Stämmen,

und es zeigt sich von selbst, daß man die länger persistierenden Stämme natürlich vom Endzustand aus so betrachten kann, als wären sie zielgerichtet entstanden. Von selbst versteht sich, daß dies keineswegs besagen kann, daß die das Evolutionsgeschehen bestimmenden Faktoren, autonom verlaufend, richtende Funktion haben. Hier sei nur auf das verwiesen, was Rensch über den Entwicklungszwang sagt! — Ref. glaubt im Sinne eines Hinweises sagen zu dürfen, daß ein weiterer Einbau der Paläontologie vielleicht erwogen werden könnte. Dies aus zwei Gründen: Erstens wird die Tatsache, daß alle denkbaren Differenzierungsmöglichkeiten ausgeschöpft sein können, logischerweise von jenen, die einen sinnvollen Verlauf der Stammesgeschichte annehmen wollen, nur als Beweis aufgefaßt werden können. Zweitens wird die Notwendigkeit der Annahme immanenter, autonom wirkender Evolutionsfaktoren am nachhaltigsten von den Vertretern der morphologisch-historischen Forschungsrichtungen verfochten.

Das versteht sich daher, daß diese Forscher lange, geschlossene, über endlose Zeiträume sich hinziehende Evolutionsreihen vor Augen haben, die dem Experimentator meist fremd sind und deren anscheinend regelhafter Ablauf (explosive Formaufsplitterung an der Wurzel der Stammbäume, langsame Differenzierungsphase, während der der Stamm meist schon typenärmer wird, und schließlich die Endphase mit Überspezialisierung, Bildung von Exzessivformen und Aussterben) die Annahme zufälliger, regellos wirkender Evolutionsfaktoren als unzureichend erscheinen läßt. Die von ihnen angenommenen immanenten, autonom wirkenden Evolutionsfaktoren stellen aber nur einen Ausweg aus dem Dilemma dar, über dessen Berechtigung man aus logischen Gründen sehr geteilter Meinung sein kann, denn niemand kann angeben, Rensch betont dies ausdrücklich, was man sich annähernd unter diesen Faktoren vorzustellen hat. Die Durchsicht der Veröffentlichungen zeigt, daß sich jeder Autor etwas anderes, keiner aber etwas Konkretes vorstellt. — Außerordentlich anregend sind die folgenden Ausführungen über die Regelmäßigkeiten der Stammesentwicklung und die Entstehung neuer Baupläne und einzelner Organe, für die Rensch ebenfalls keine anderen als die bekannten Evolutionsfaktoren annehmen will; wir pflichten dem durchaus bei. Ausdrücklich betont Rensch, daß alle Organ- und Bauplanneubildungen deswegen noch nicht erklärt sind. Es folgt eine gründliche Darstellung der Frage der Höherentwicklung, der Anagenese, deren wichtigste Kennzeichen in der Komplikation und Rationalisierung „in Form und Funktion von Organen und Strukturen“ (S. 321) erblickt werden. Schließlich folgt ein die Evolution der Bewußtseinserscheinungen behandelnder abschließender Abschnitt. Verf. kennt die Schwierigkeit des Problems und wagt dennoch seine Diskussion mit Recht, auch wenn Einwände und Widersprüche zu erwarten sind. Letztlich endet jede Darstellung der Evolution der Organismen in dieser Frage, die durch die Verhaltensforschung gerade jetzt akut geworden ist. — Ref. hat sich bemüht, die Probleme herauszugreifen, die in diesem umfassenden Buch dargestellt werden und besonders für den Anatomen von Wert sind, wobei auch hier notgedrungen eine Auslese erfolgen mußte. Dieses Werk hat jedem Biologen etwas zu geben! Wir können die Besprechung nur mit einem Wort des Dankes und der Bewunderung für den Autor schließen!

H. Hofer, Gießen

Romer, Alfred, Sherwood: The Vertebrate Body. 2. Auflage. 644 Seiten mit 390 Abb. (W. B. Saunders Company, Philadelphia — London, 1955.) Preis \$ 7,00.

Das nun in zweiter, nicht unerheblich verbesserter Auflage vorliegende Werk ist eine vergleichende Anatomie der Wirbeltiere in sehr gutem, modernem Aufbau. Sie beginnt mit den Grundlagen (kurzgefaßte Promorphologie), bringt knapp aber sehr klar und instruktiv illustriert die Stammesgeschichte einschließlich der vermutlichen Ausgangsformen am Grunde des Wirbeltierstammes, skizziert die Systematik und schließt die allgemeinen Erwägungen mit einem Kapitel über Zelle und Gewebe sowie die ontogenetische Frühentwicklung. Hierauf folgen die den Organsystemen gewidmeten Kapitel. Ein eigener Abschnitt behandelt den Schädel. — Das Buch ist offenbar aus einer langjährigen akademischen Lehrerfahrung entstanden. Nur so erklärt sich die klare, eindeutige Sprache und übersichtliche Anordnung des Stoffes. Die Probleme werden immer für den Studenten verständlich vorgeführt. Es ist erstaunlich und bewundernswert, wie der Verfasser in den knappen Umfang eines Lehrbuches den heutigen Wissensstoff, soweit er für den Studenten von Belang ist, hineinzwängt, bei jedem aufgeworfenen Problem ein feines Empfinden für das für den Studenten Wesentliche aufbringend. Man kann dem weitgespannten Werk nur gerecht werden, wenn man bedenkt, daß das Gebiet der vergleichenden Anatomie heute so groß geworden ist, daß es ein einzelner unmöglich im letzten Stand der Kenntnisse überblicken kann und daß der Verfasser in erster Linie Paläontologe ist. Deshalb wird der Wert des ausgezeichneten Werkes nicht gemindert, wenn einzelne Abschnitte einer erneuten Überarbeitung bedürfen (Kopfmuskulatur). — Die sehr instruktiven Abbildungen sind sorgfältig ausgewählte und ausgeführte Strichzeichnungen. Welche Bedeutung dem Werk zukommt und welchen Verdienst sich der Autor und der Verlag damit erwarben, geht daraus hervor, daß nicht nur eine denkbar gründlich überarbeitete zweite Auflage herausgegeben werden mußte, sondern daß es sich auch als tunlich erwies, „a shorter version“ des Werkes herauszubringen. Diese umfaßt immerhin fast 500 Seiten. Von ihr kann das gleiche gesagt werden wie von dem Hauptwerke.

Hofer, Gießen

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle/Saale, Gr. Steinstraße 51.
Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstraße 8,
Fernruf 6 59 36.

Satz, Druck und Bindung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1.

Veröffentlicht unter der Lizenz-Nr. 2219-1 des Amtes für Literatur und Verlagswesen der DDR.

The ontogenesis of the sound-conducting apparatus of *Bufo angusticeps* Smith

by

T. H. Barry

(Zoological Institute, University of Stellenbosch, South Africa)

With 32 text-figures

(Date received 3. 11. 54)

Contents

I Introduction	478
II Material and technique	479
III Acknowledgements	480
IV Description of the developmental stages	
Stage 1	
The operculum	480
The palatoquadrate complex	482
The hyobranchial skeleton	484
Stage 2	
The operculum	485
The pars interna plectri	486
The palatoquadrate complex	487
The hyobranchial skeleton	489
Stage 3	
The pars interna and pars media plectri	489
The palatoquadrate complex	491
The hyobranchial skeleton	492
Stage 4	
The operculum	493
The pars interna and pars media plectri	493
The palatoquadrate complex	493
The hyobranchial skeleton	495
Stage 5	
The pars interna and pars media plectri	496
The palatoquadrate complex	497
The hyobranchial skeleton	498
The Eustachian tube	498

Stage 6	
The pars interna, pars media and pars externa plectri	499
The Eustachian tube	500
The palatoquadrate complex	501
The hyobranchial skeleton	502
Stage 7	
The operculum	502
The pars interna, pars media and pars externa plectri	504
The nerves and the ganglia of the suspensorial region	506
The anulus tympanicus	510
The Eustachian tube	510
The palatoquadrate complex	511
Stage 8	
The operculum	512
The pars interna, pars media and pars externa plectri	513
The anulus tympanicus	515
The Eustachian tube	515
The palatoquadrate complex	516
Résumé and discussion	516
The operculum	522
The columella auris	526
Summary	539
Interpretation of ontogenetic results	540
Bibliography	541

I. Introduction

The *Bufo*nidae are by far the most widely distributed family of the *Amphibia*, being represented in all parts of the world save Madagascar, New Zealand, New Guinea, and the greater part of Polynesia. With the exception of Australia the genus *Bufo* is found wherever the family is represented (Sedgwick, 1909). Of the two commonest species in Africa, *Bufo regularis* is distributed almost throughout the continent, while *Bufo angusticeps* is restricted to the south. The species *angusticeps* was first instituted by A. Smith in 1848.

Earlier works on the sound-conducting apparatus in the *Amphibia* are characterized by efforts to homologize the different components with those of the *Reptilia* and *Mammalia*. As a result a terminology was introduced which was not only confusing but also misleading.

It was not until Gaupp (1898) made a comprehensive study of the development of the sound-conducting apparatus in *Rana fusca* that a terminology was introduced, which has since been used as a basis for comparison with other forms. The use of modern staining methods, of improved microscopes and of reconstruction methods, as well as the evidence of recent fossil finds and a new understanding of evolutionary trends have made a re-examination of this problem advisable.

Many of the problems dealt with in this paper have been investigated by earlier workers, but their explanations are either unacceptable, or their results are open to different interpretations. The present investigation is an attempt to check the result of these workers and, on the basis of the newly established facts, to submit their theories to a critical analysis. An attempt has also been made to ascertain to what extent our present knowledge of palaontology will assist us in elucidating these problems.

As Gaupp (1898) gave an excellent résumé of the history of the research on this problem in his "Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren", a recapitulation of works up to 1898 will be omitted.

Although much research has been done in this field during the first half of the 20th century, no full agreement as to the origin of the columella auris of the *Amphibia* has yet been reached. Works by Kingsbury and Reed (1909), Schmalhausen (1923), Salvadori (1928), Stadtmüller (1931), de Villiers (1932), Gazagnaire (1932), Reinbach (1949) and Stephenson (1951) differ so much on crucial issues, that the problem is as unsolved as it was in the last century. Even to-day the remarks of Hasse (1868, p. 1) still remain true, where he states that, the "Gehörorgan der Frösche ist wohl eine der schwierigeren Aufgaben, die sich eine histologische Untersuchung zum Vorwurf machen kann".

II. Material and technique

The specimens used for this investigation were reared in a small pool constructed on the premises of the Zoological Institute of the University of Stellenbosch. Five strings of eggs were removed from a natural pool and placed in the artificial one in which natural conditions were duplicated as far as possible.

In all 62 specimens of *Bufo angusticeps* were microtomized: 2 adults, 7 juveniles and 53 larvae at different stages of develop-

ment. The material represents a complete series of developmental stages from the first appearance of cartilage up to the postmetamorphic stage.

All the stages — except the adults which were fixed in formol sublimate — were fixed in Lenhossék's fluid. The latter consists of a mixture of a saturated solution of corrosive sublimate in distilled water (75 parts) and alcohol 50% (25 parts), the mixture being saturated with picric acid. Glacial acetic acid (5 parts) is added just before use. This method insured rapid fixation and lent itself well to various staining methods. The borax-carmin-azan staining method used in this investigation was found to be very successful.

Most of the specimens were sectioned transversely at a thickness of 12μ , postmetamorphic at 15μ . Decalcification of premetamorphic and postmetamorphic stages was done in nitric acid-alcohol.

Graphic reconstructions were made with the aid of drawings projected onto squared paper. For the purpose of comparison I had access to the prepared material of a number of *Anura* in the Zoological Institute of this University.

III. Acknowledgements

I wish to accord my very sincere thanks to Prof. C. A. du Toit of this Institute under whose supervision and guidance this investigation was carried out; to Prof. C. G. S. de Villiers for his constructive criticism and interest in the progress of this investigation; to Mr. M. Webb for the many hours of fruitfull discussions we have had. I cannot but record my indebtedness to my wife for her constant encouragement and support during the period of this investigation.

IV. Description of the Developmental Stages

STAGE 1

External features: Length of body 7 mm.; length of tail 12.5 mm.; stumps of the hind legs are present.

The operculum

The fenestra ovalis lies in a plane inclined at approximately 40° to the horizontal, and is occluded by a disk of mesenchyme. This disk is bounded medially and laterally by a membrane which is continuous with the perichondrium of the inner and outer surfaces of the capsular cartilage. The significance of this condition will be dealt with in the discussion. Suffice it to state here that the medial

and lateral membranes of the mesenchyme disk represent the perichondria of the erstwhile solid wall of the auditory capsule.

The anlage of the operculum is represented by a few procartilage cells located dorso-laterally in the mesenchyme disk (Fig. 1). It therefore originates in mesenchyme, which is presumably dedifferentiated capsular cartilage. This statement must be true in a phylogenetic sense, even if it is not true histogenetically.

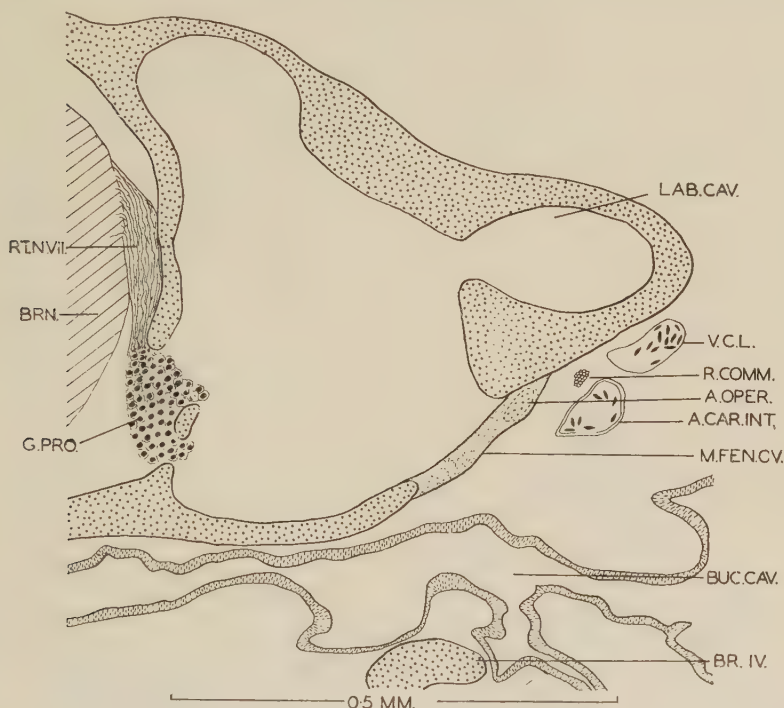


Fig. 1. Transverse section through the fenestra ovalis. A. CAR. INT., arteria carotis interna; A. OPER., anlage of the operculum; BR. IV, fourth branchial arch; BRN., brain; BUC. CAV., buccal cavity; G. PRO., ganglion prooticum; LAB. CAV., labyrinth cavity; M. FEN. OV., membrana fenestrae ovalis; R. COMM., ramus communicans VII—IX; RT. N. VII, root of the nervus facialis

There are no nerves visibly related to the operculum. The ramus hyomandibularis VII, which, later in ontogeny, is closely associated with the sound-conducting apparatus, leaves the g. prooticum and the cranial cavity through the foramen prooticum. It then follows a ventro-lateral course to a position ventral to the auditory capsule, dips ventrally and passes forwards immediately ventral to the posterior spur of the palatoquadrate to innervate the mm. orbito-hyoideus and suspensoriohyoideus (Fig. 4). The ganglion petrosum

lies laterally to the fenestra ovalis, occupying a position ventral to the canalis semicircularis lateralis.

The arteria carotis interna passes ventro-medially to the ganglion petrosum, while the vena capitis lateralis occupies a position dorso-laterally to it, being wedged in between the ganglion and the ventro-lateral side of the auditory capsule.

The columella auris is not yet developed.

The palatoquadrate complex

The palatoquadrate extends from a point ventro-lateral to the anterior tip of the auditory capsule to the larval mouth, where it fuses with Meckel's cartilage. The body of the palatoquadrate occupies an anterior position, from which extends posteriorly a thin spur-like process (Fig. 2). The forward position of the body of the palatoquadrate is due to the smallness of the larval mouth. The palatoquadrate does not form the cartilaginous skeleton of the larval upper jaw as it lies posteriorly to the lower jaw. The function of the upper jaw is taken over by the suprarostal cartilage. The latter is apparently, according to Pusey (1938), a derivative of the trabecular horn, to which it is synchondrotically fused in this stage (Fig. 2).

As the infrarostral, Meckel's cartilage and the pars articularis palatoquadrati are all still synchondrotically fused to one another

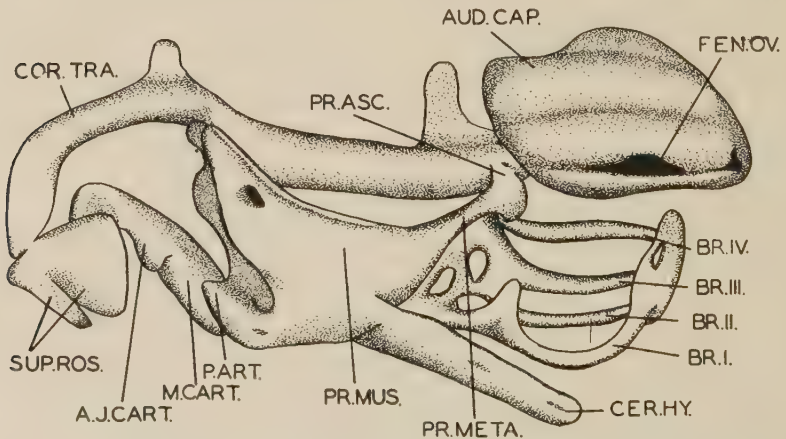


Fig. 2. (X 33.3). Lateral reconstruction of the chondrocranium of a young larva with a body length of 7 mm. A. J. CART., anterior jaw cartilage; AUD. CAP., auditory capsule; BR. I., BR. II., BR. III., BR. IV., first to fourth branchial arch; CER. HY., ceratohyal; COR. TRA., cornu trabeculae; FEN. OV., fenestra ovalis; M. CART., Meckel's cartilage; P. ART., pars articularis palatoquadrati; PR. ASC., processus ascendens palatoquadrati; PR. META., processus metapterygoideus palatoquadrati; PR. MUS., processus muscularis palatoquadrati; SUP. ROS., suprarostal cartilage

no movement is possible in this region. The palatoquadrate is attached to the chondrocranium by means of two cartilaginous bars: the commissura quadratocranialis anterior and the processus ascensens palatoquadrati. No larval otic process is formed, neither is there any indication of a ligament between the palatoquadrate and the auditory capsule. The commissura quadrato-orbitalis, joining the upper part of the processus muscularis palatoquadrati to the lamina orbitonasalis, is not fully formed. The two apposing cartilages are connected by a connective tissue band (Fig. 3). No ligamentum quadrato-ethmoidale is present.

The processus muscularis palatoquadrati is well developed. Its dorsal margin is deflected laterally and offers attachment for the musculus orbitohyoideus and musculus suspensoriohyoideus (Fig. 4).

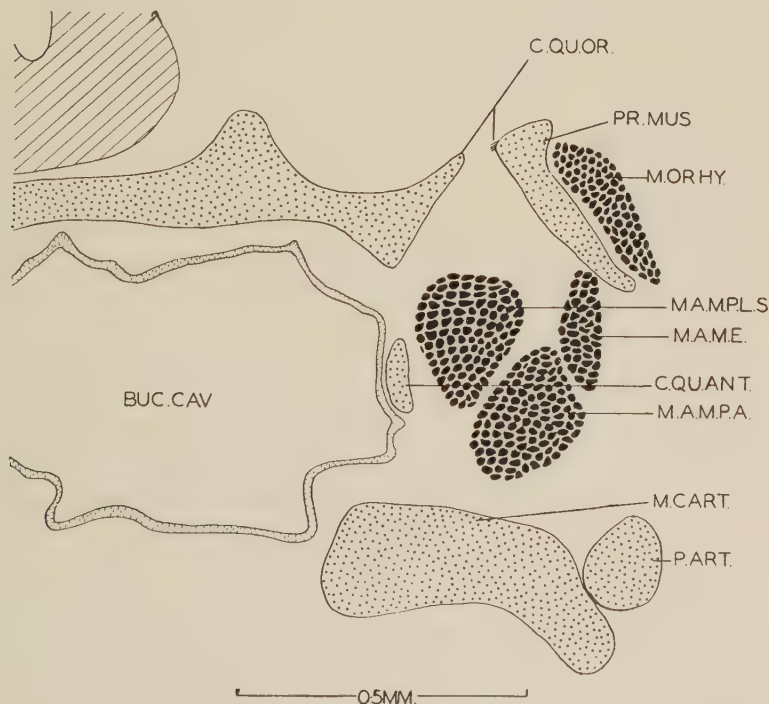


Fig. 3. Transverse section through the head in the region of the palatoquadrate. BUC.CAV., buccal cavity; C.QU.ANT., commissura quadratocranialis anterior; C.QU.OR., commissura quadrato-orbitalis; M.A.M.E., musculus adductor mandibulae externus; M.A.M.P.A., musculus adductor mandibulae posterior longus superficialis; M.CART., Meckels cartilage; M.OR.HY., musculus orbitohyoideus; P.ART., pars articularis palatoquadrati; PR.MUS., processus muscularis palatoquadrati

The muscles in the orbital and temporal regions of the skull of the larva differ markedly from those of the adult. In contrast to the vertical position of the adult muscles the larval m. adductor mandibulae externus, m. adductor mandibulae posterior articularis, m. adductor mandibulae posterior longus superficialis and m. hyoangularis are arranged in a more horizontal plane. This is due to the anterior position of Meckel's cartilage.

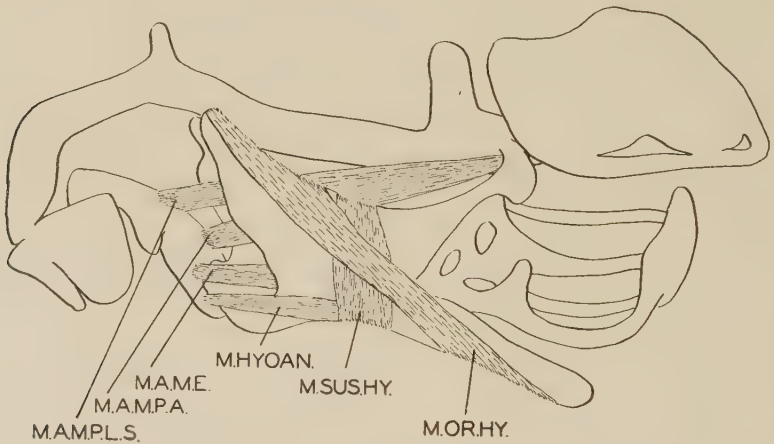


Fig. 4. (X 33.3). Lateral reconstruction of the chondrocranium to show the muscular arrangement. M.A.M.E., musculus adductor mandibulae externus; M.A.M.P.A., musculus adductor mandibulae posterior articularis; M.A.M.P.L.S., musculus adductor mandibulae posterior longus superficialis; M.HYOAN., musculus hyoangularis; M.OR.HY., musculus orbitohyoideus; M.SUS.HY., musculus suspensoriohyoideus

The crista parotica is a ventrally directed cartilaginous process projecting from the lateral border of the upwardly sloping floor of the anterior part of the auditory capsule (Fig. 5). From its procartilaginous distal tip a thin connective tissue band extends antero-ventrally to the posterior portion of the palatoquadrate.

The hyobranchial skeleton

The anterior tip of the hyobranchial skeleton — the processus anterior hyalis — occupies a position ventral to the buccal cavity and to the commissura quadratocranialis anterior. Slightly more posteriorly, the hyobranchial skeleton consists of a broad, flattened hyale, the lateral margins of which are deflected dorsally and are for a short distance, synchondrotically fused with the ventral portion of the palatoquadrate (Fig. 2). The hyale is followed posteriorly by the planum branchiale whose lateral margins are deflected

ventrally. The four branchial arches radiate posteriorly, following a course dorso-medially to the posteriorly elongated ceratohyal. The posterior extension of the latter passes progressively ventrally, until its posterior extremity lies just above the dermis vertically below the fenestra ovalis of the auditory capsule, but far removed from it.

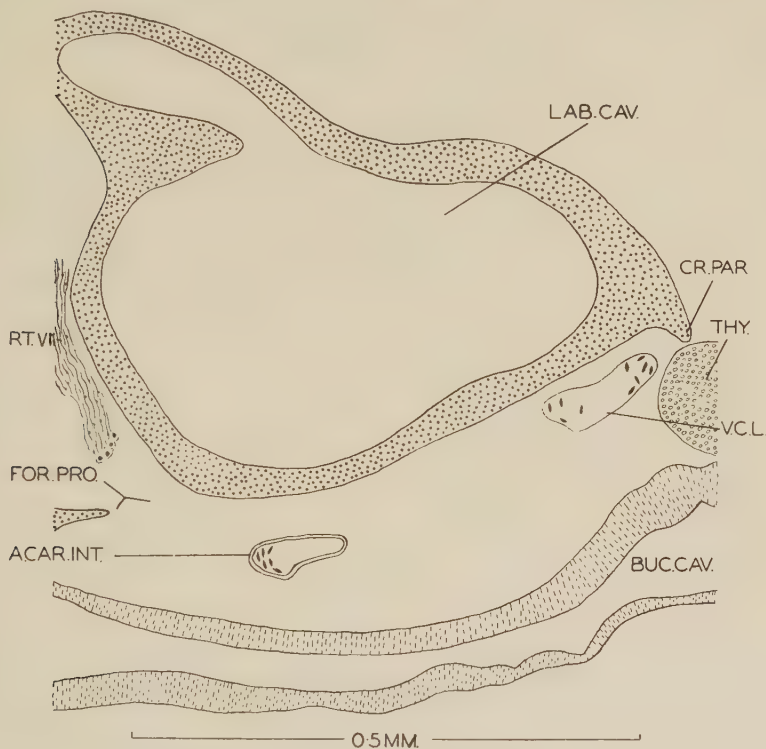


Fig. 5. Transverse section through the auditory capsule in the region of the crista parotica. A.CAR. INT., arteria carotis interna; BUC.CAV., buccal cavity; CR.PAR., crista parotica; FOR.PRO., foramen prooticum; LAB.CAV., labyrinth cavity; RT.VII, root of the nervus facialis; THY., thymus; V.C.L., vena capitis lateralis

STAGE 2

External features: Length of body 7.6 mm.; length of tail 12 mm.; hind legs protrude slightly.

The operculum

The operculum has increased in size owing to the formation of cartilage in the mesenchymatous disk of the previous stage. It has become saucer-shaped with the convexity facing outwards and is synchondrotically fused with the otic cartilage at the postero-dorsal periphery of the fenestra ovalis. The histology and staining of the

operculum clearly show that it has been laid down later than the cartilage of the auditory capsule. From the postero-lateral surface of the operculum a mesenchymatous band extends to the posterior region of the auditory capsule where it is attached to the m. levator scapulae superior. In the region of the operculum, and extending approximately halfway, the unspecialized mesenchyme within this band has become differentiated into myoblasts. This is the anlage of the musculus opercularis.

The g. petrosum is well formed and is linked to the posteriorly situated g. jugulare by a r. communicans whose subsequent development shows that it is in reality the root of the n. glossopharyngeus. From the anterior surface of the g. petrosum emerges a second r. communicans linking the ganglion with the r. hyomandibularis VII. The gg. geniculatum and Gasseri are indistinguishably fused.

The r. ophthalmicus profundus V leaves the anterior portion of the g. prooticum, follows a course ventral to the cranial floor and then passes through the orbit to the nasal capsule. The r. maxillo-mandibularis leaves the g. prooticum dorsal to the r. ophthalmicus profundus, proceeds anterolaterally to terminate in the region ventral to the eye. More posteriorly to the "exit" of the n. trigeminus, the r. hyomandibularis and r. palatinus VII pass through the foramen prooticum. The course followed by the r. hyomandibularis is the same as in the preceding stage but the lengthening posteriorly of the palatoquadrate complex has resulted in the posterior portion of the latter occupying a position dorsal to the r. hyomandibularis. The r. palatinus passes ventrally, accompanies the a. carotis interna for a short distance in the roof of the buccal cavity and then proceeds anteriorly along the dorsal surface of the mucous membrane (Fig. 7).

The pars interna plectri

The procartilaginous anlage of the pars interna plectri is present in this stage. It is situated immediately above the anterior extremity of the operculum well within the mesenchyme of the membrana fenestrae ovalis. The anlage of the pars interna plectri is not apposed to the operculum, but is separated from it both ventrally and posteriorly by closely packed mesenchyme (Fig. 6).

In the anterior region of the fenestra ovalis, ventral to the anlage of the pars interna, a short dorso-laterally projecting ledge is formed out of the cartilage of the ventral rim of the fenestra. This is the

anlage of the crista praeopercularis. Its subsequent development shows that it is, in fact, the anterior portion of the ventral rim of the fossa fenestrae ovalis, which is the only portion of the rim developed at this stage. There is no connexion between it and the pars interna.

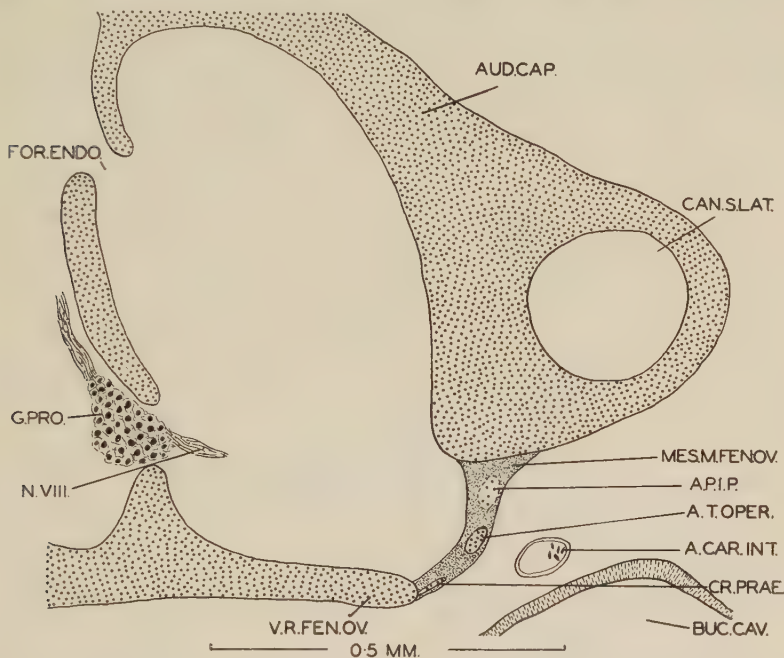


Fig. 6. Transverse section through the fenestra ovalis to show the anlage of the pars interna plectri. A.CAR.INT., arteria carotis interna; A.P.I.P., anlage of the pars interna plectri; A.T.OPER., anterior tip of the operculum; AUD.CAP., auditory capsule; BUC.CAV., buccal cavity; CAN.S.LAT., canalis semicircularis lateralis; CR.PRAE., crista praeopercularis; FOR.ENDO., foramen endolymphaticum; G.PRO., ganglion prooticum; MES.M.FEN.OV., mesenchymatous membrana fenestrae ovalis; N.VIII., nervus acusticus; V.R.FEN.OV., ventral rim of the fenestra ovalis

The palatoquadrate complex

Compared with the preceding stage the palatoquadrate complex shows further development. The pars articularis palatoquadrati is still fused with the ventro-lateral border of Meckel's cartilage. The commissura quadrato-orbitalis is complete and cartilaginous throughout. The ventral border of the lamina orbitonasalis becomes fused with the dorso-medial portion of the commissura quadrato-orbitalis and with the commissura quadratocranialis anterior, which has increased in length and now extends from the posterior border of the choana to a position antero-dorsal to the fusion of the ceratohyal with the ventral portion of the palatoquadrate complex.

Together with the proc. muscularis palatoquadrati and the comm. quadrato-orbitalis a tunnel is formed whose floor is the pars quadrata palatoquadrati. Through this tunnel pass the mandibular muscles, nerves and blood-vessels which are associated with the jaws.

The proc. ascendens palatoquadrati has widened considerably at this stage. It lies more or less horizontally and forms a ledge immediately ventral to the floor of the anterior portion of the auditory capsule (Fig. 7). The posterior tip of the palatoquadrata does not reach far beyond this ledge and is therefore well separated from the

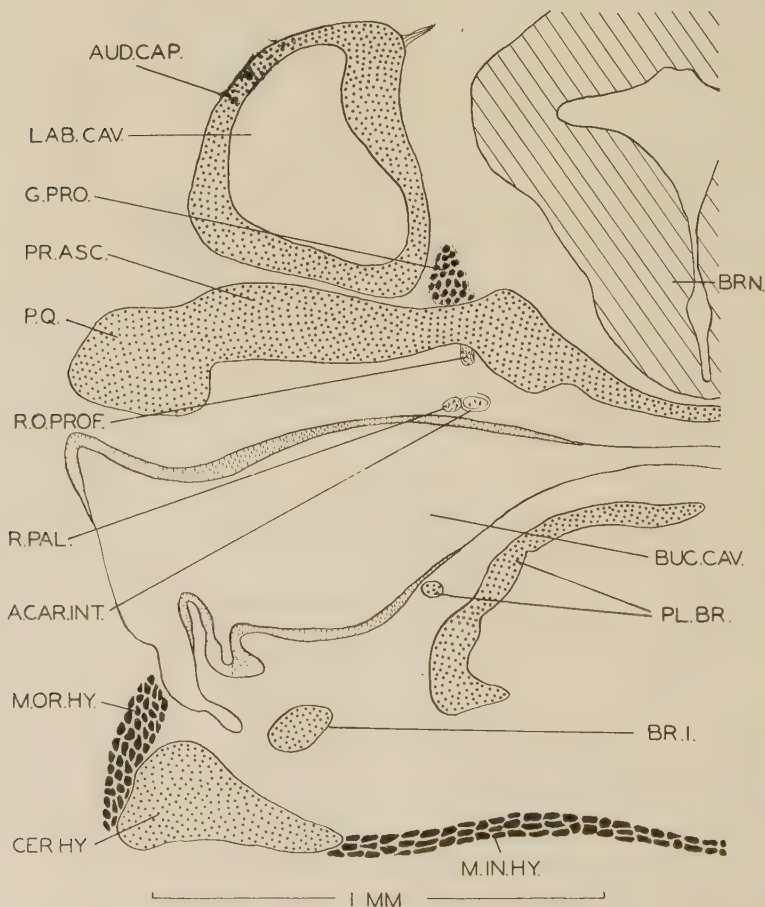


Fig. 7. Transverse section through the head in the region of the processus ascendens palatoquadrati. A.CAR.INT., arteria carotis interna; AUD.CAP., auditory capsule; BR.1, first branchial arch; BRN., brain; BUC.CAV., buccal cavity; CER.HY., ceratohyal; G.PRO., ganglion prooticum; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.IN.HY., musculus interhyoideus; M.OR.HY., musculus orbitohyoideus; PL.BR., planum branchiale; P.Q., palatoquadrata; PR.ASC., processus ascendens palatoquadrati; R.O.PROF., ramus ophthalmicus profundus VII; R.PAL., ramus palatinus VII

anlage of the pars interna plectri. There is no connexion between the palatoquadrate and the auditory capsule.

The hyobranchial skeleton

The hyobranchial skeleton remains fundamentally unaltered. The most dorsal part of this complex is represented by the first branchial arch which occupies a position immediately ventral to the buccal cavity.

STAGE 3

External features: Length of body 8 mm.; length of tail 12 mm.; hind legs 3 mm.

The pars interna and pars media plectri

The pars interna has increased in length. Histologically it consists of a core of embryonic cartilage surrounded by procartilage. Its anterior portion is procartilaginous and passes over into a thick rod-like mesenchymatous band, following an antero-lateral course.

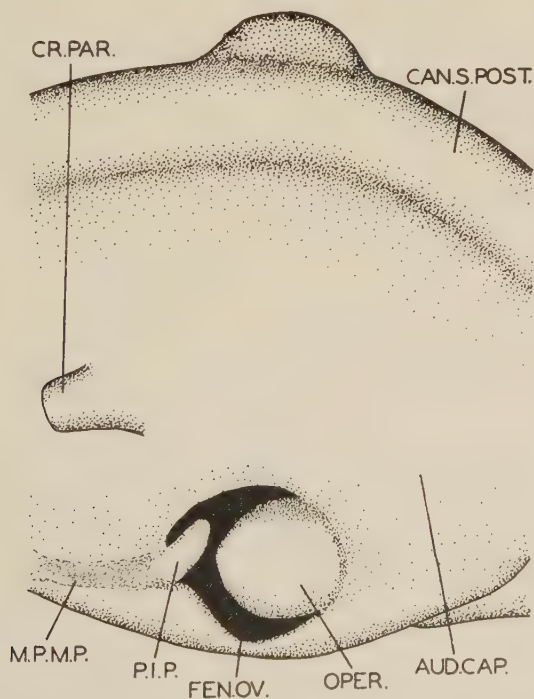


Fig. 8. (X 83.3). Lateral reconstruction of the auditory capsule of a larva with a body length of 8 mm. AUD.CAP., auditory capsule; CAN.S.POST., canalis semicircularis posterior; CR.PAR., crista parotica; FEN.OV., fenestra ovalis; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; OPER., operculum; P.I.P., pars interna plectri

The distal portion of the band is thinned out considerably, being wedged in between the thymus and the dorsally situated vena capitis lateralis. It ends anteriorly as sparse mesenchyme attached over a wide area to the crista parotica and the ventrolateral region of the auditory capsule. This mesenchymatous band is the anlage of the pars media plectri (Fig. 8).

The concentration of the mesenchyme as indicated by the density of nuclei along the length of the pars media plectri, indicates, that

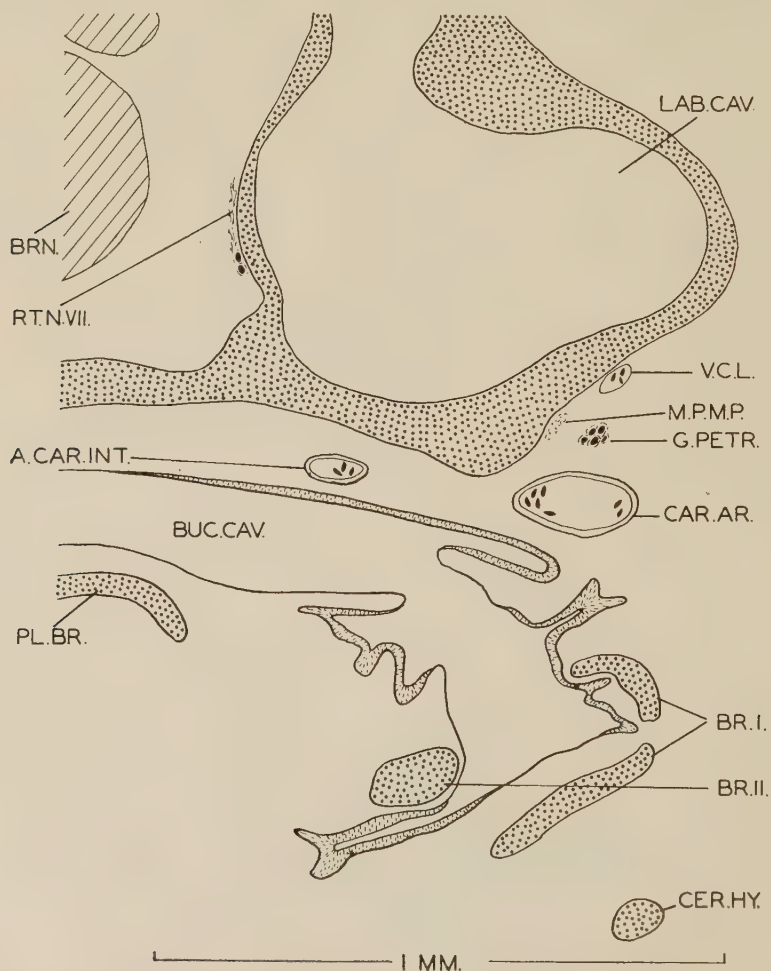


Fig. 9. Transverse section through the head to show the position occupied by the ceratohyal. A.CAR. INT., arteria carotis interna; BR. I, first branchial arch; BR. II, second branchial arch; BRN., brain; BUC.CAV., buccal cavity; CAR.AR., carotid arch; CER.HY., ceratohyal; G.PETR., ganglion petrosum; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; PL.BR., planum branchiale; RT.N.VII., root of nervus facialis; V.C.L., vena capitis lateralis

the development started proximally. The pars interna and the pars media imperceptibly merge into each other. The ventral surface of the pars interna plectri has become apposed to the dorsal border of the crista praeopercularis. Compared with the preceding stage the latter shows marked medio-lateral thickening, as well as further upward growth (Fig. 10).

The palatoquadrate complex

This complex has undergone some radical changes as compared with the preceding stage. The shifting backwards of the complex has resulted in the loss of most of the commissures associated with it, and in overall changes in its appearance.

The commissura quadratocranialis anterior is present, but is reduced to a small commissure in the extreme anterior region.

The commissura quadrato-orbitalis has disappeared. The processus ascendens palatoquadrati is incomplete, being represented by residual perichondral tissue and loosely packed cartilage cells.

The posterior spur of the palatoquadrate shows signs of buckling, but it does not come into contact with the auditory capsule.

Compared with the preceding stages the shape of the auditory capsule has altered. It now has a more rounded floor with the crista parotica situated laterally, midway between the roof and the ventral surface of the capsule. The crista parotica has grown thicker at its base. The connective tissue connecting the crista parotica to the posterior portion of the palatoquadrate persists.

With the exception of the commissura quadratocranialis anterior and the above-mentioned connective tissue band, there are no other connexions between the palatoquadrate and the neurocranium. The r. palatinus and the r. hyomandibularis, emerge separately from the g. prooticum. The course of the r. palatinus has not altered from that of the preceding stage, but the r. hyomandibularis has shifted, and now follows a more dorsal course. Its new course is posterior to, but on the same level as the posterior portion of the palatoquadrate, whence it passes ventrally and divides into the r. mandibularis internus and the r. hyoideus. The latter innervates the m. orbitohyoideus, m. suspensoriohyoideus and m. interhyoideus. The r. mandibularis internus passes anteriorly, below Meckel's cartilage to innervate the epithelium of the floor of the buccal cavity.

The hyobranchial skeleton

There are no important advances to be recorded in connexion with these structures, except that the synchondrosis between the ceratohyal and the pars quadrata palatoquadrati has been replaced

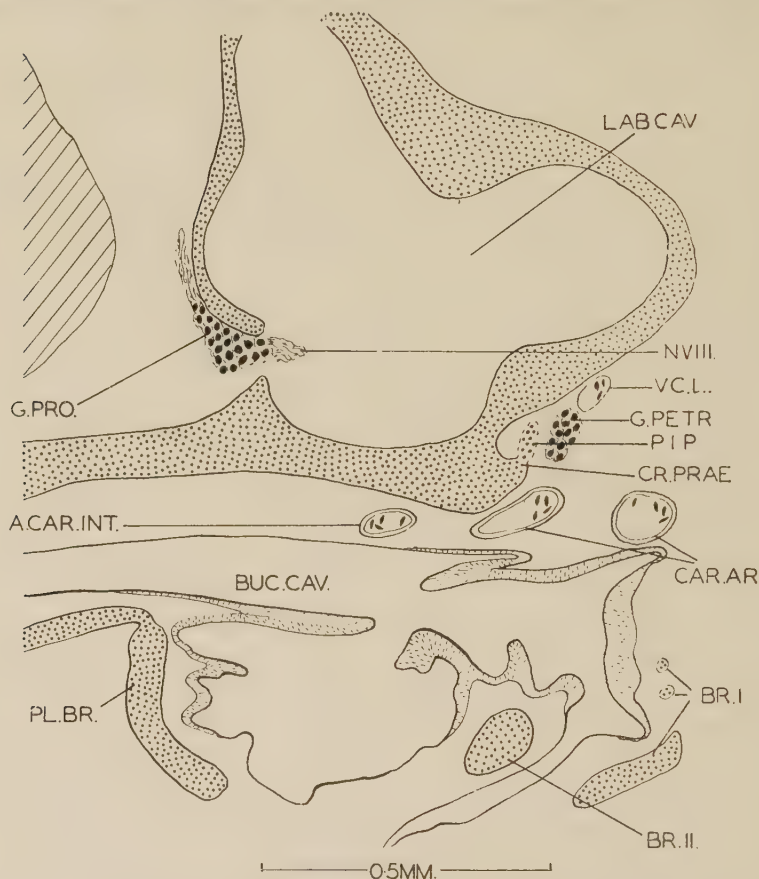


Fig. 10. Transverse section through the head in the region of the pars interna plectri. A.CAR.INT., arteria carotis interna; BR. I and BR. II, first and second branchial arches; BUC.CAV., buccal cavity; CAR.AR., carotid arch; CR.PRAE., crista praeopercularis; G.PETR., ganglion petrosum; G.PRO., ganglion prooticum; LAB.CAV., labyrinth cavity; N.VIII, nervus acusticus; P.I.P., pars interna plectri; PL.BR., plenum branchiale; V.C.L., vena capitis lateralis

by thick connective tissue. Limited independent movement is now possible at this point. Behind this point the ceratohyal, in contrast with the preceding stage, follows a horizontal course up to the anterior border of the auditory capsule. At this level a syndesmotic connexion is formed between the palatoquadrate and the ceratohyal beyond which point the latter proceeds backwards in a ventral direction.

STAGE 4

External features: Length of body 8.0 mm.; length of tail 9.3 mm.; hind legs fully formed; length of front legs 1 mm.

The operculum

The operculum retains the dimensions of the previous stage. The m. opercularis is fully formed and is attached to the operculum by a strong ligament. The distal portion of the muscle proceeds posterolaterally, below the auditory capsule, and is inserted into the vertebral border of the suprascapula.

The g. petrosum has increased in size and has moved closer to the dorso-lateral border of the operculum.

The ventral rim of the fenestra ovalis shows a narrow dorso-laterally directed ledge which lies within the mesenchymatous membrana fenestrae ovalis. Anteriorly, the cartilage of this ledge is of the same age as that of the crista praeopercularis, with which it is confluent. The posterior part of the ledge is procartilaginous, and this condition indicates that its development proceeds in an antero-caudal direction. In the hindmost region of the fenestra there is as yet no indication of the ledge.

The pars interna and pars media plectri

The relations to other structures and the dimensions of the pars interna have remained unchanged. The r. hyomandibularis VII runs immediately below the auditory capsule, passes over the pars media and then curves downwards.

The palatoquadrate complex

The anterior portion of the palatoquadrate is partially detached from the trabecula as a result of the enchondral erosion of the dorso-medial portion of the commissura quadratocranialis anterior. This erosion of cartilage is also evident in the anterior and antero-dorsal portion of the processus muscularis palatoquadrati. More posteriorly the palatoquadrate shows perichondral erosion along its dorsal and dorso-lateral surfaces.

The posterior spur of the palatoquadrate presses against the floor of the auditory capsule, but, as the perichondria of the two structures form a distinct boundary between them, they are definitely not fused (Fig. 11b).

Medially and slightly posteriorly to the hindmost extremity of the palatoquadrate, is formed a rounded protuberance on the ventral surface of the floor of the auditory capsule. The flat base of this structure is in direct continuity with the cartilage of the auditory capsule and shows no signs of being an independent formation that has become attached to the capsule. The histological structure of the cartilage of this new formation supports this view. From its base, where the cartilage is principally of a juvenile nature, it rapidly passes over into the histologically younger procartilage. From here a rod-like mesenchymatous band extends uninterruptedly in an anterolateral direction to become attached to the medial border of the folded portion of the palatoquadrate (Fig. 11 A-D). Although this distal attachment is not accompanied by erosion of

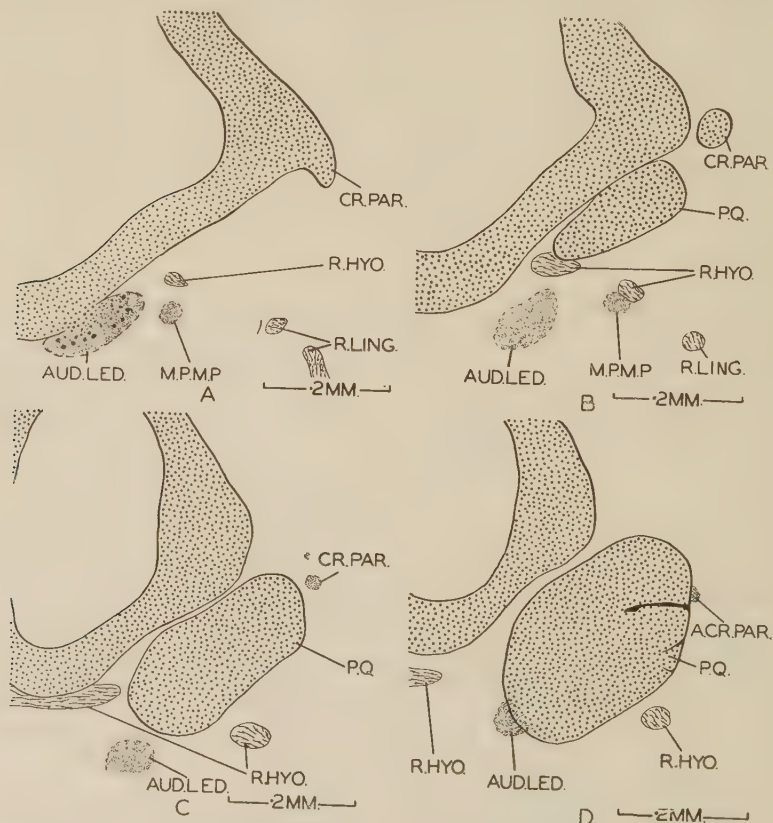


Fig. 11 A, B, C, and D. Selected sections cut transversely through the auditory capsule and arranged from posterior. A.CR.PAR., attachment of the crista parotica; AUD.LED., auditory ledge; CR.PAR., crista parotica; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; P.Q., palatoquadrate; R.HYO., ramus hyomandibularis; R.LING., ramus lingualis IX

the perichondrium of the palatoquadrate in this region, collagen fibres formed within the band, penetrate the perichondrium.

Conditions in intermediate stages confirm the capsular origin of the rounded protuberance. It is important to note, that in the youngest stage in which this anlage appears, there is no connective tissue connexion between it and the palatoquadrate. This protuberance represents the anlage of the auditory ledge. The auditory ledge, by virtue of its relationship with the later-forming processus basalis, simulates a basitrabecular process. De Beer (1937, p. 391) defines the basitrabecular process as the "... lateral projection of that hindmost portion of the trabecular bar which is formed of the polar cartilage when that element chondrifies independently". In *Bufo angusticeps* the auditory ledge is definitely not a projection of the trabecular bar. Van Eeden (1949) who has thoroughly investigated this problem, has, to my mind, conclusively proved that the auditory ledge does not represent a true basitrabecular process.

The exact topographical position of the anlage of this ledge is very important. Its line of attachment to the auditory capsule lies posterior to the foramen prooticum, therefore postpalatine in position, and lateral to the foramen. The r. hyomandibularis VII leaves the foramen prooticum antero-medially to the auditory ledge, runs laterally, passes over it and then continues backwards to cross the pars media as already described. Furthermore the posterior portion of the base of the auditory ledge is continuous with, and indistinguishable from, the slightly postero laterally situated crista praeopercularis.

The processus oticus palatoquadrati has not yet been formed. The crista parotica now forms a cartilaginous bar which is attached to the posterior portion of the palatoquadrate by procartilage and connective tissue (Fig. 11 A—D). The chondrification of this bar, from the auditory capsule towards the palatoquadrate, shows that it is of capsular origin and can not be homologous to a processus oticus.

The hyobranchial skeleton

The ceratohyal shows extreme dorso-ventral thickening in the region of its articulation with the pars quadrata. The posterior spur still occupies the same position as in the previous stage.

STAGE 5

External features: Length of body 8.2 mm.; length of tail 4 mm.; front legs fully formed.

The pars interna and pars media plectri

The pars interna plectri is now cartilaginous, but retains the same dimensions as in the two previous stages. The pars media is still mesenchymatous. In its antero lateral course it passes ventral to the posterior portion of the palatoquadrate. Anteriorly it broadens out into sparse connective tissue in the region of the crista parotica and the newly formed processus oticus.

The ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis now extends to the posterior portion of the fenestra ovalis. Except for the extreme posterior portion, which is procartilaginous, it is cartilaginous and has become broader as well as thicker (Fig. 13). It still lies within the borders of the mesenchymatous membrana fenestrae ovalis, and it is very probable that the mesenchyme of this membrane contributes cartilage to the medial surface of the ledge.

Anterior to the operculum the crista praeopercularis has thickened considerably, projects more laterally, and extends past the anterior margin of the fenestra ovalis to become fused with the

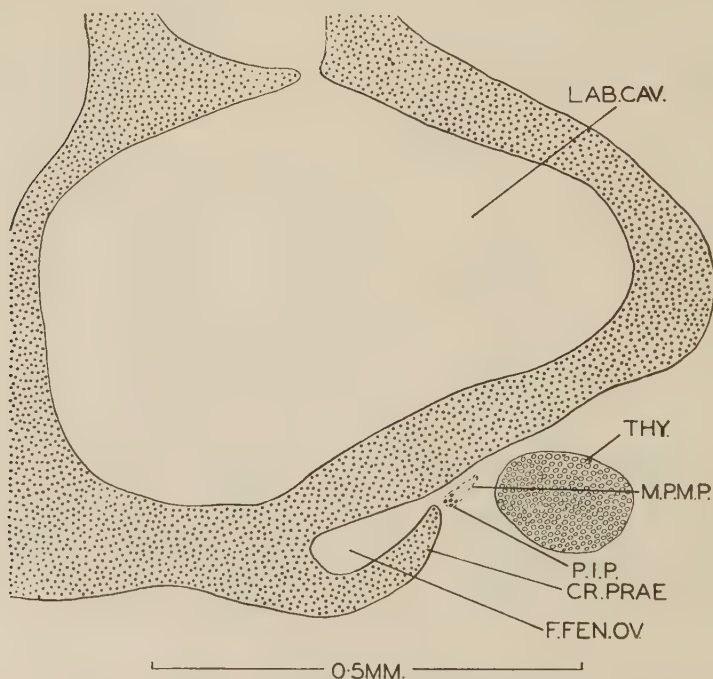


Fig. 12. Transverse section through the auditory capsule in the region of the crista praeopercularis. CR.PRAE., crista praeopercularis; F.FEN.OV., fossa fenestrae ovalis; LAB.VAC., labyrinth cavity; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; P.I.P., pars interna plectri; THY., thymus.

lateral wall of the auditory capsule. In this way there is formed, between the lateral wall of the auditory capsule and the crista praeopercularis, a niche which represents the anterior portion of the fossa fenestrae ovalis (Figs. 12 and 30).

The palatoquadrate complex

The commissura quadratocranialis anterior has disappeared. The distal end of the lamina orbitonasalis, which was confluent with the commissure in previous stages, has extended ventrally to become fused with the anterior portion of the newly formed processus pterygoideus palatoquadrati.

The auditory ledge is cartilaginous for more than half its length, its distal portion still being mesenchymatous. This distal mesenchymatous portion lies immediately dorsal to the ceratohyal to

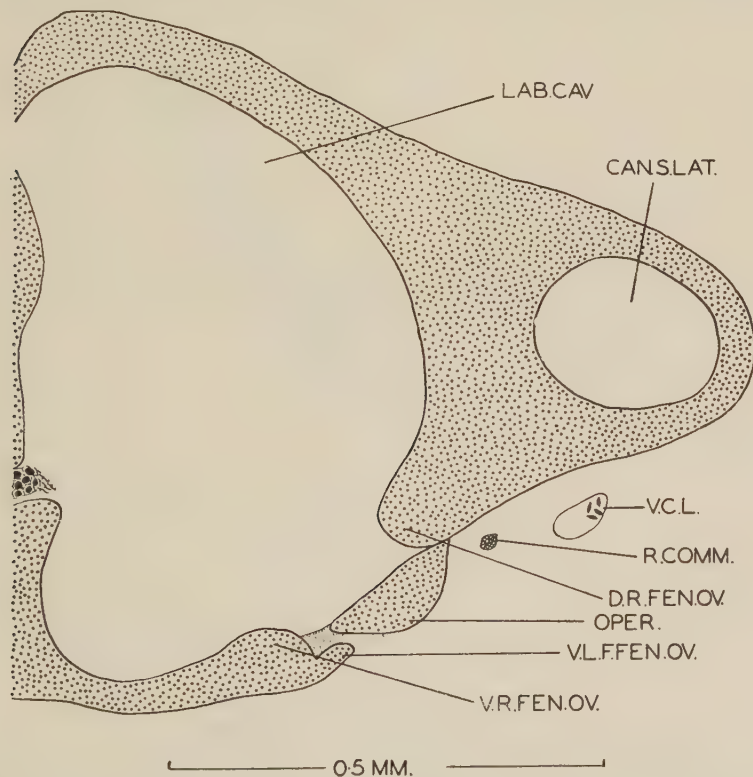


Fig. 13. Transverse section through the auditory capsule. CAN.S.LAT., canalis semicircularis lateralis; D.R.FEN.OV., dorsal rim of the fenestra ovalis; LAB.CAV., labyrinth cavity; OPER. operculum; R.COMM., ramus communicans VII-IX; V.C.L., vena capitis lateralis; V.L.F.FEN.OV., ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis; V.R.FEN.OV., ventral rim of the fenestra ovalis.

which it is linked by means of connective tissue (Fig. 14). Near the proximal end of the auditory ledge a second mesenchymatous band connects the latter to the posterior portion of the pars quadrata (Fig. 15). The perichondrium of the pars quadrata is eroded in this region. There is no definite proof that this mesenchymatous band originated in its entirety from the pars quadrata, but the density of the mesenchymal cells at its periphery and the circumstance that microfibrils extend from it towards the auditory ledge, prove that at least some part of the band originates from it. It will be shown in a later stage that this band represents the anlage of the processus basalis (see p. 835).

The arteria stapediales (arteria orbitalis) branches off from the arteria carotis interna ventro-medially to the foramen prooticum, follows a postero-lateral course and passes between the distal portion of the auditory ledge and the ceratohyal thereby piercing the connective tissue link. The artery does not pierce the process itself (Fig. 14).

The crista parotica has grown considerably. Its antero-medial portion is fused with the débris of the muscular process, forming the postero-lateral border of the palatoquadrate. This fusion takes place over a wide area in the region of the attachment of the crista parotica to the palatoquadrate, as described in earlier stages. Nearer the base of the crista parotica procartilage has been formed out of the débris attaching the posterior portion of the palatoquadrate to the crista. This represents the anlage of the processus oticus (Fig. 14). The débris of the processus muscularis has come to occupy this position through the rotation of the palatoquadrate complex and the folding of its posterior portion.

The hyobranchial skeleton

The ceratohyal is a broad, medio-laterally compressed bar reaching from the floor of the buccal cavity to a point dorsal to its roof. Here it is syndesmotically attached to the pars quadrata.

The Eustachian tube

An invagination into the tissue of the dorso-lateral border of the roof of the buccal cavity represents the beginning of the formation of the Eustachian tube. Its distal portion is attached to the ceratohyal by means of connective tissue.

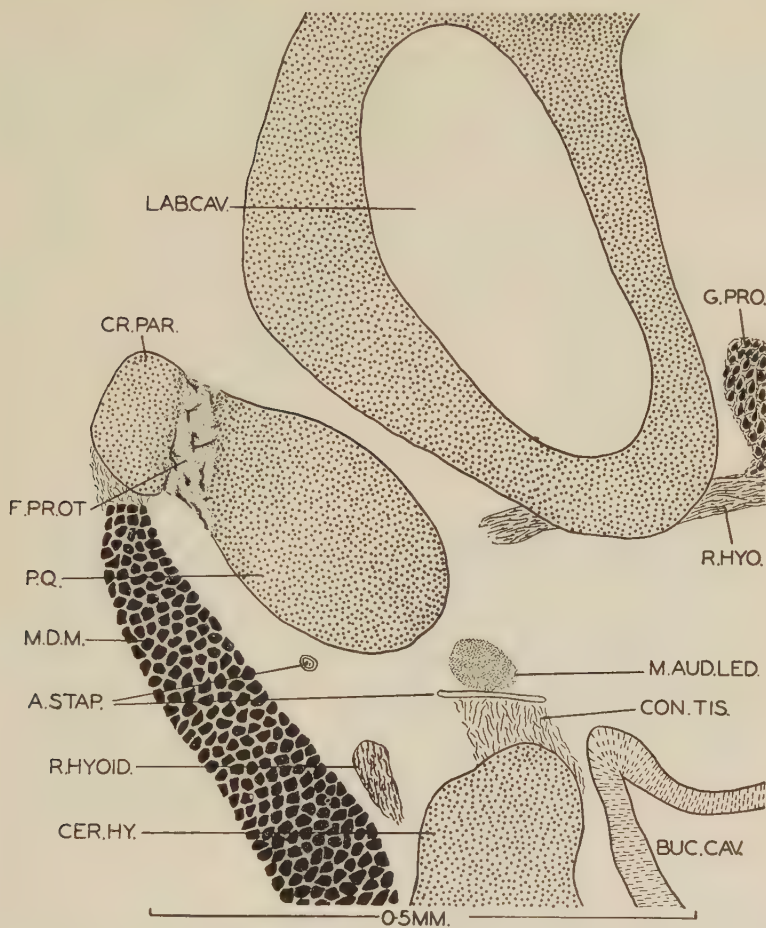


Fig. 14. Transverse section through the head. A.STAP., arteria stapedia; BUC.CAV., buccal cavity; CER.HY., ceratohyal; CR.PAR., crista parotica; CON.TIS., connective tissue; F.PR.OT., future processus oticus; G.PRO., ganglion prooticum; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.AUD.LED., mesenchymatous auditory ledge; M.D.M., musculus depressor mandibulae; P.Q., palatoquadrate; R.HYO., ramus hyomandibularis VII; R.HYOID., ramus hyoideus VII.

STAGE 6

External features: Postmetamorphic stage; length from tip of nose to vent 11.3 mm.

The pars interna, pars media and pars externa plectri

Compared with the preceding stage the pars interna has not undergone any noteworthy changes. The pars media is still a mesenchymatous cord, but the cells are more densely packed than in the

previous stages. Immediately anterior to the point at which the r. hyomandibularis passes over the pars media, the mesenchyme is less densely packed and its ventral side is contiguous with the anlage of the distal portion of the Eustachian tube. Anterior to this point the mesenchyme again becomes more densely packed to

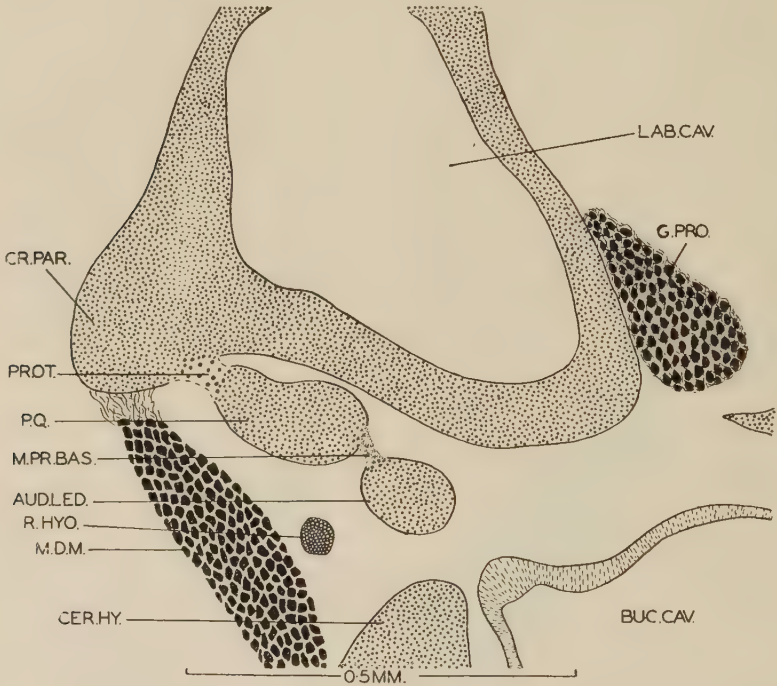


Fig. 15. Transverse section through the head in the region of the processus oticus. AUD.LED., auditory ledge; BUC.CAV., buccal cavity; CER.HY., ceratohyal; CR.PAR., crista parotica; G.PRO., ganglion prooticum; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.D.M., musculus depressor mandibulae; M.PR.BAS., mesenchymatous process basalis; P.Q., palatoquadrate; PR.OT., processus oticus; R.HYO., ramus hyomandibularis VII.

form an approximately disk-shaped structure. A mesenchymatous connexion between this disk and the laterally eroded pars quadrata affords proof of its derivation from the latter. The disk is the anlage of the pars externa and anulus tympanicus, the mesenchyme of these two structures being indistinguishable from each other (Fig. 16, 17, 18 and 19).

The Eustachian tube

The anlage of the Eustachian tube consists of independent proximal and distal portions. The proximal invagination into the

tissue of the dorso-lateral border of the roof of the buccal cavity, mentioned in the preceding stage, retains the same dimensions. The distal portion occupies a position lateral to the pars quadrata (Fig. 17, 18 and 19); in the posterior portion of this anlage there is a slight indication of a lumen.

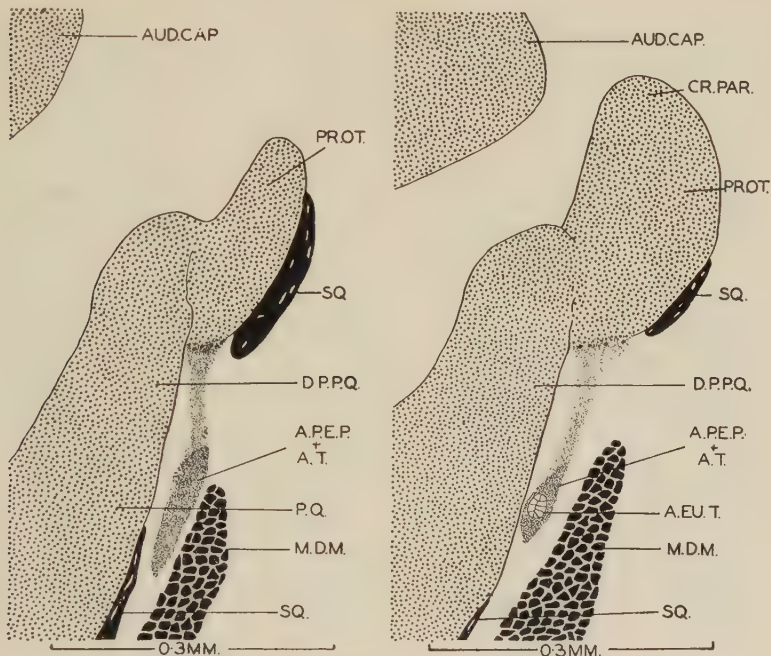


FIG. 16

FIG. 17

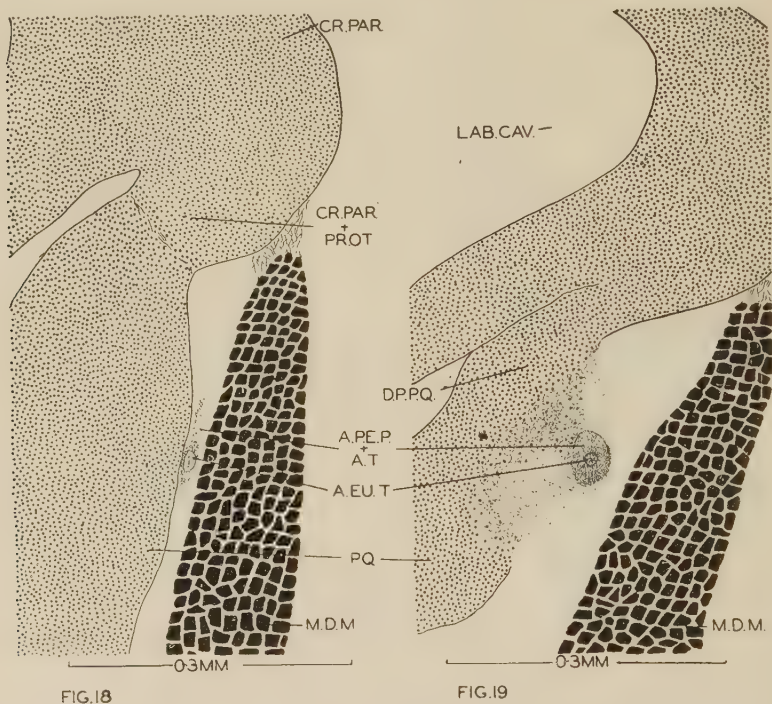
Figs. 16 and 17. Transverse sections through the palatoquadrate to show the anlage of the pars externa plectri and the anulus tympanicus. A. E.U.T., anlage of the Eustachian tube; A. P.E.P. + A.T., anlage of the pars externa plectri and the anulus tympanicus; AUD.CAP., auditory capsule; CR. PAR., crista parotica; D.P.P.Q., dorsal portion of the palatoquadrate; M.D.M., musculus depressor mandibulae; P.Q., palatoquadrate; PR.OT., processus oticus; SQ., squamosum.

The palatoquadrate complex

The rotation of the complex has resulted in the pars quadrata occupying an approximately vertical position. The crista parotica and the processus oticus are now indistinguishably fused with each other, but darker-staining microfibrils and juvenile cartilage indicate the region where the processus oticus has originated from the dorsal portion of the palatoquadrate. These darker-staining fibrils are also evident in younger stages and occur on the boundary of the posterior portion of the palatoquadrate and the débris of the processus muscularis.

The hyobranchial skeleton

The ceratohyal has grown farther dorsally and is now synchronotically fused with the auditory ledge (Fig. 20 and 21). In subsequent development the hyobranchial skeleton undergoes no significant changes.



Figs. 18 and 19. Transverse sections through the palatoquadrate to show the anlage of the pars externa plectri and the anulus tympanicus. A.EU.T., anlage of the Eustachian tube; A.P.E.P. + A.T., anlage of the pars externa plectri and the anulus tympanicus; CR.PAR., crista parotica; CR.PAR. + PR.OT., fused crista parotica and processus oticus; D.P.P.Q., dorsal portion of the palatoquadrate; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.D.M., musculus depressor mandibulae; P.Q., palatoquadrate

STAGE 7

Juvenile: Length from tip of nose to vent 16.7 mm.

The operculum

The operculum has thickened considerably and now completely fills the area between the internal and external layers of the membrana fenestrae ovalis. The mesenchyme within the membrane, with the exception of that portion which has become associated

with the pars interna plectri and crista praeopercularis, has differentiated into chondroblasts which form new cartilage increasing the thickness of the operculum. The dorsal border of the operculum is synchondrotically fused with the lateral surface of the dorsal rim of the fenestra ovalis. Posteriorly the operculum extends past

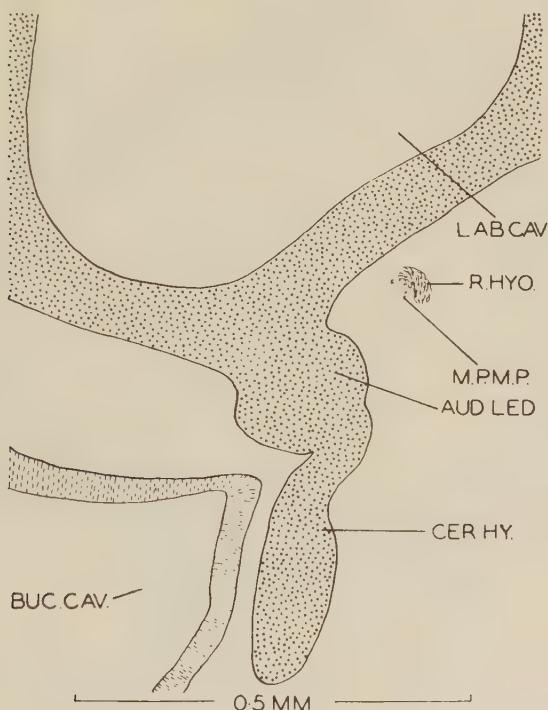


Fig. 20. Transverse section through the auditory capsule in the region of the auditory ledge. AUD LED., auditory ledge; BUC.CAV., buccal cavity; CER.HY., ceratohyal; LAB.CAV., labyrinth cavity; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; R.HYO., ramus hyomandibularis

the posterior margin of the fenestra ovalis. Viewed laterally, the operculum, especially its posterior part, exhibits a more pronounced convex curvature than in the preceding stages (Fig. 23). At the apex of the convexity the tendinous portion of the musculus opercularis is inserted into the operculum.

The ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis has thickened considerably. Its hindmost portion is narrower and merges into the capsular wall posterior to the fenestra ovalis. This laterally directed ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis therefore underlies the

ventral border of the operculum. From the free ventral surface of the latter the remains of the membrana fenestrae ovalis extend towards the inner surface of the ledge. Thin connective tissue strands link the distal portion of the ledge to the ventro-lateral surface of the operculum.

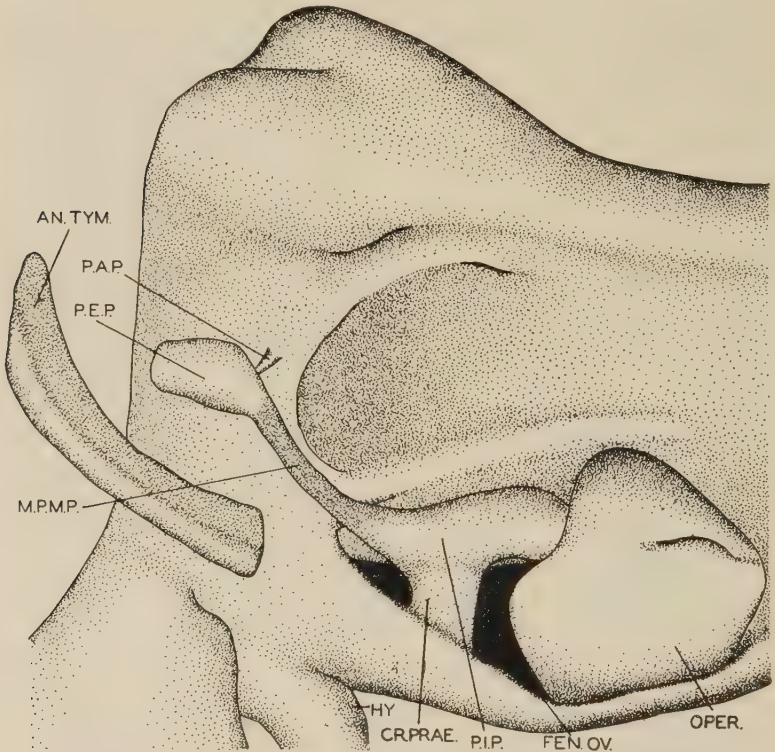


Fig. 21. (X 133). Lateral reconstruction of the auditory capsule and the associated structures in a juvenile. AN.TYM., anulus tympanicus; CR.PRAE., crista praeopercularis; FEN.OV., fenestra ovalis; HY., fused ceratohyal and auditory ledge; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; OPER., operculum; P.A.P., processus ascendens partis externae plectri; P.E.P., pars externa plectri; P.I.R., pars interna plectri

The pars interna, pars media and pars externa plectri

The columella auris in addition to having increased considerably in size, shows several new features. The posterior spur of the pars interna now occupies a position within the membrana fenestrae ovalis medial to the anterior portion of the operculum (Fig. 24). These two structures are syndesmotically connected, and are apposed to the wall of the sacculus.

The ventral border of the anterior part of the pars interna plectri is now synchondrotically fused with the dorsally projecting crista praeopercularis (Fig. 21). Beyond the region of fusion the pars interna plectri merges into the mesenchymatous pars media plectri. There is no indication of a boundary between these two portions

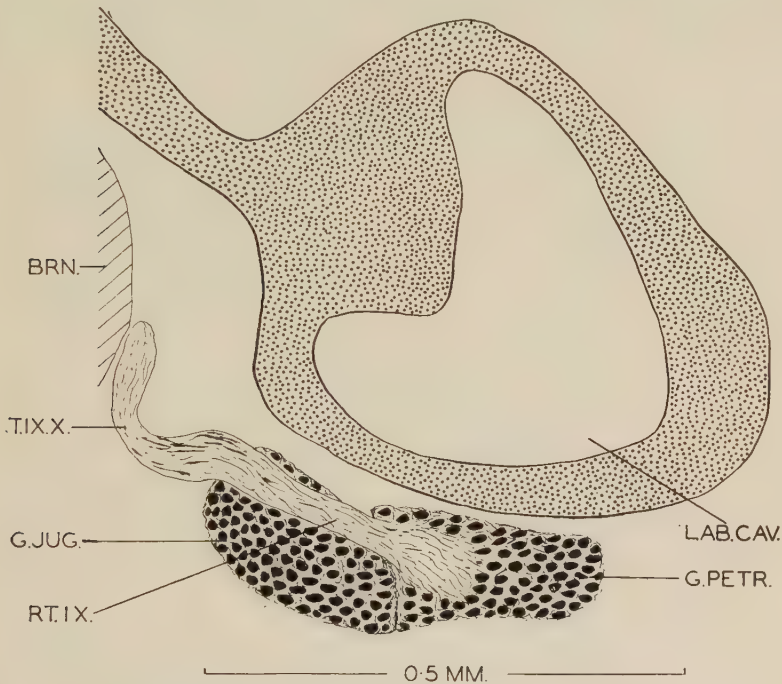


Fig. 22. Transverse section through the posterior portion of the auditory capsule. BRN., brain; G. JUG., ganglion jugulare; G. PETR., ganglion petrosum; LAB. CAV., labyrinth cavity; RT. IX, X, combined roots of n. glossopharyngeus and n. vagus; RT. IX, root of n. glossopharyngeus

of the plectrum. In its progress antero-dorso-laterally the pars media passes behind the dorsal portion of the pars quadrata and merges into the anlage of the pars externa plectri. The latter is still mesenchymatous except for a small central portion which is procartilaginous (Fig. 26). It is lenticular in shape, and lies lateral to the squamosum and pars quadrata.

From the ventro-lateral surface of the processus oticus is formed a short mesenchymatous process, which extends antero-ventrally to become attached to the pars externa plectri. This is the anlage of the processus ascendens partis externae plectri (Fig. 25). Like the processus oticus it is formed out of the débris of the processus

muscularis. The region ventro-lateral to the auditory capsule is covered with mesenchyme cells which originate from the posterior portion of the processus muscularis.

The nerves and the ganglia of the suspensorial region

The g. petrosum has become flattened and curved to fit over the dorso-lateral surface of the posterior half of the operculum. From here it extends posteriorly to lie against the anterior portion of the

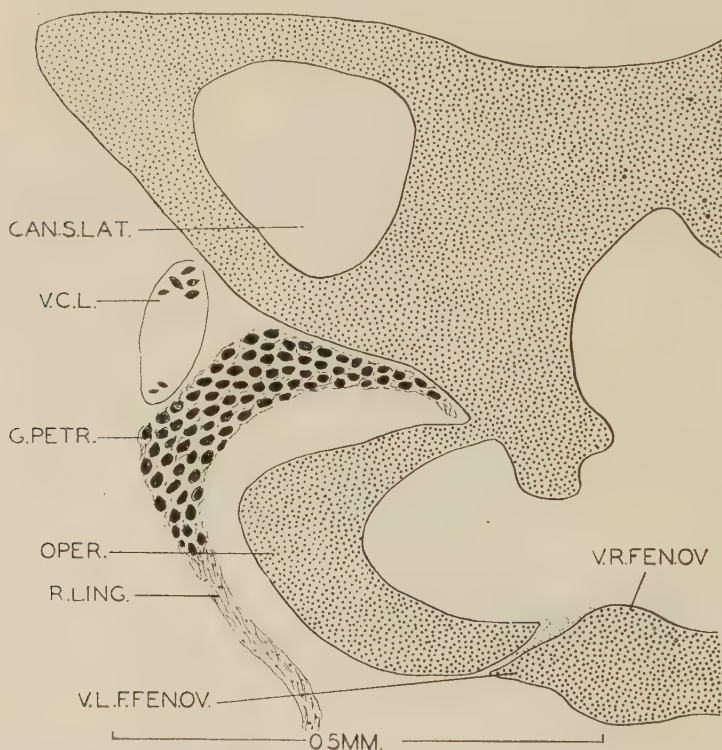


Fig. 23. Transverse section through the auditory capsule in the region of the operculum. CAN.S. LAT., canalis semicircularis lateralis; G.PETR., ganglion petrosum; OPER., operculum; R.LING., ramus lingualis IX; V.C.L., vena capitis lateralis; V.L.F.FEN.OV., ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis; V.R.FEN.OV., ventral rim of the fenestra ovalis

g. jugulare. Though the two ganglia are closely apposed they are still distinguishable as separate entities. The g. jugulare is more oval in cross-section and extends posteriorly to the hindmost limit of the skull.

The glossopharyngeo-vagus group of nerves is attached to the medulla oblongata by dorso-laterally situated roots, which converge to form a single tract which "leaves" the cranium through the

foramen jugulare and enters the g. jugulare. A group of ventrolaterally directed fibres of this tract are associated with the ganglionic cells of the g. jugulare and represent the root of the vagus nerve. A dorsal group of fibres, in no way associated with the cells of the g. jugulare pass through the latter to enter the g. petrosum (Fig. 22). This is the root of the n. glossopharyngeus, which appears to connect the two separated smaller ganglia in the larva.

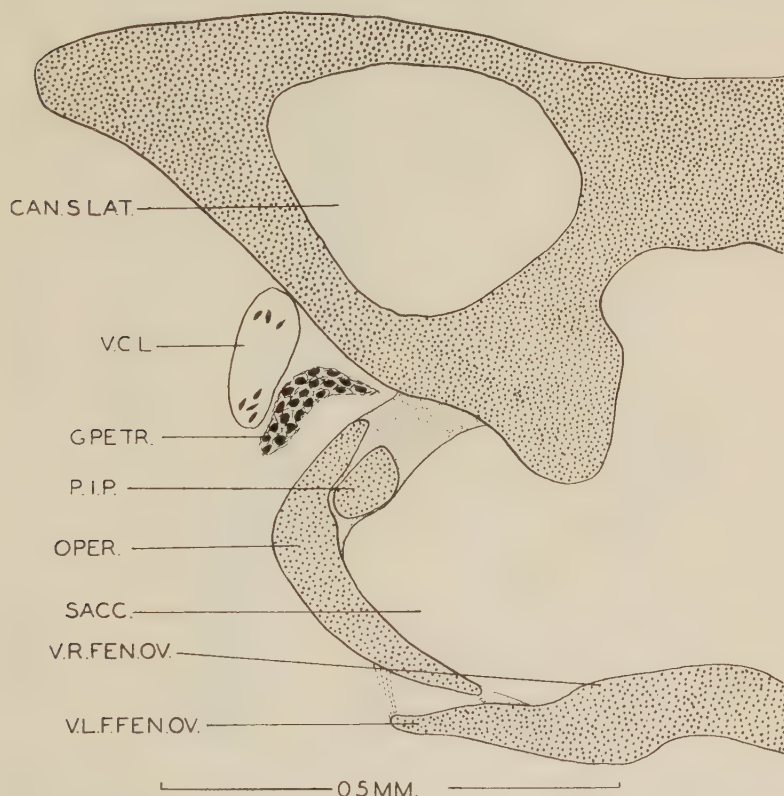


Fig. 24. Transverse section through the auditory capsule in the region of the posterior portion of the Pars interna plectri. CAN.S.LAT., canalis semicircularis lateralis; G.PETR., ganglion petrosum; OPER., operculum; P.I.P., pars interna plectri; SACC., sacculus; V.C.L., vena capitis lateralis; V.L.F.FEN.OV., ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis; V.R.FEN.OV., ventral rim of the fenestra ovalis

Three branches of the n. glossopharyngeus "leave" the g. petrosum. A small laterally directed branch innervates the epithelium of the dermis in the region of the large parotid glands, while the main branch passes ventrally and anteriorly to innervate the

mucous membrane of the tongue and of the floor and roof of the buccal cavity. A small branch is also given off to innervate the muscles of the hyoid arch. Anteriorly the r. communicans cum ramo hyomandibulari leaves the ganglion to fuse with the r. hyomandibularis VII.

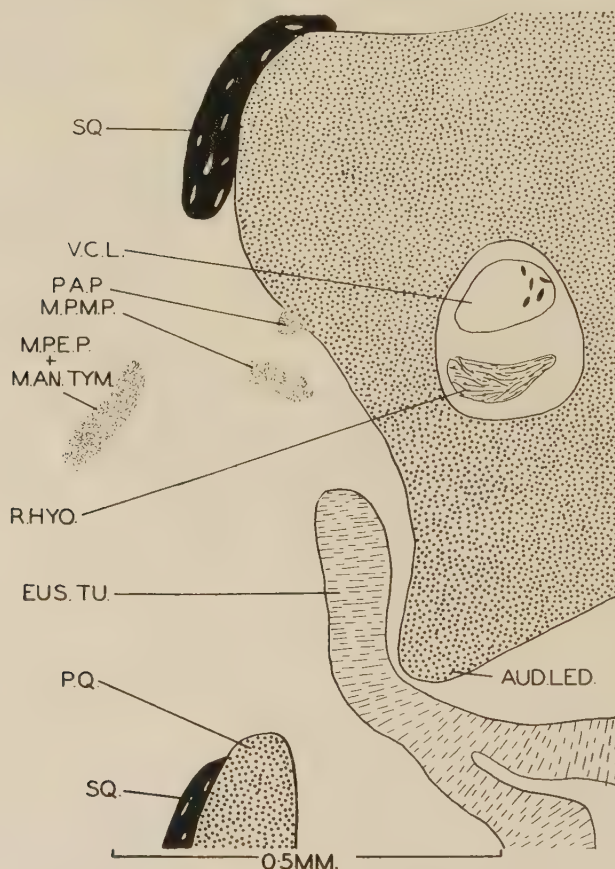


Fig. 25. Transverse section through the cranioquadrate passage. AUD.LED., auditory ledge; EUS.TU., Eustachian tube; M.P.E.P. + M.A.N.T.Y.M., mesenchymatous pars externa plectri and anulus tympanicus; M.P.M.P., mesenchymatous pars media plectri; P.A.P., processus ascendens partis externae plectri; P.Q., palatoquadrate; R.H.Y.O., ramus hyomandibularis; SQ., squamosum.

The r. hyomandibularis VII leaves the g. prooticum and follows a postero-lateral course immediately ventral to the anterior portion of the auditory capsule. In this region it becomes enclosed, together with the vena capitis lateralis, in the cranioquadrate passage. Posteriorly it emerges through the floor of the latter, passes dorsal over the pars media plectri and then proceeds ventrally.

The r. palatinus leaves the ganglion, passes vertically down to the roof of the buccal cavity, along which it proceeds in an anterior direction.

Anteriorly to the exit of the r. palatinus, the r. mandibularis V and r. maxillaris V leave the ganglion prooticum as a single nerve, the r. maxillo-mandibularis, which follows an antero-lateral course

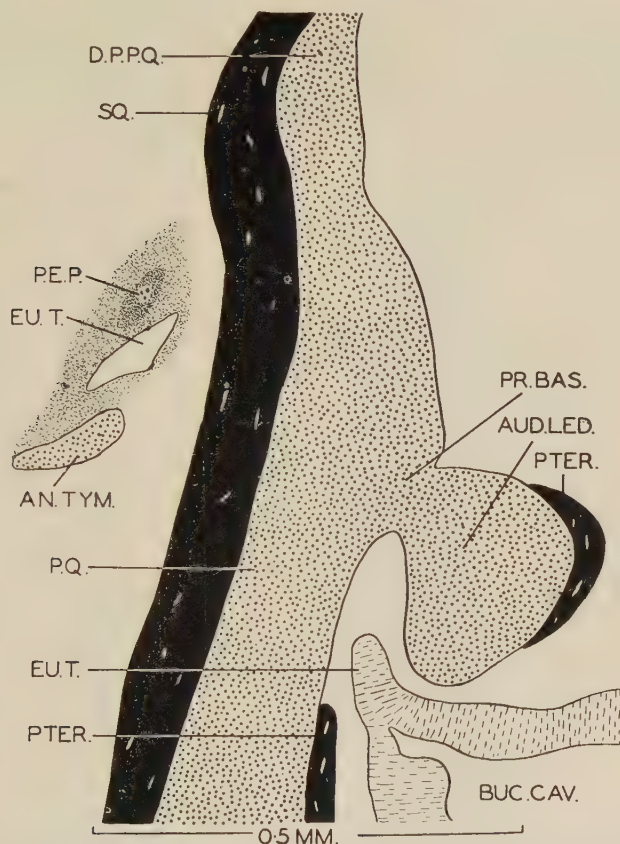


Fig. 26. Transverse section through the palatoquadrate in the region of the processus basalis. AN. TYM., anulus tympanicus; AUD.LED., auditory ledge; BUC.CAV., buccal cavity; D.P.P.Q., dorsal portion of the palatoquadrate; EU.T., Eustachian tube; P.E.P., pars externa plectri; P.Q., palatoquadrate; PR.BAS., processus basalis; PTER., pterygoid; SQ., squamosum

and dorsal to the posterior portion of the processus pterygoideus, divides into its two components the r. mandibularis and the r. maxillaris. The r. ophthalmicus profundus V leaves the g. prooticum ventral to the r. maxillo-mandibularis, proceeds anteriorly through the orbit, and gives rise to the r. nasalis medialis and r. nasalis lateralis.

The anulus tympanicus

The anlage of the anulus tympanicus is at first indistinguishable from that of the pars externa as described in the previous stage. It lies directly under the skin ventro-lateral to the posterior portion of the eye and lateral to the pars quadrata from whose processus muscularis it is derived.

The pars externa is differentiated in the posterior portion of the disk-shaped common anlage; the anulus tympanicus first starts chondrifying in the antero-ventral portion of the periphery of this disk (Fig. 26, 27 and 28).

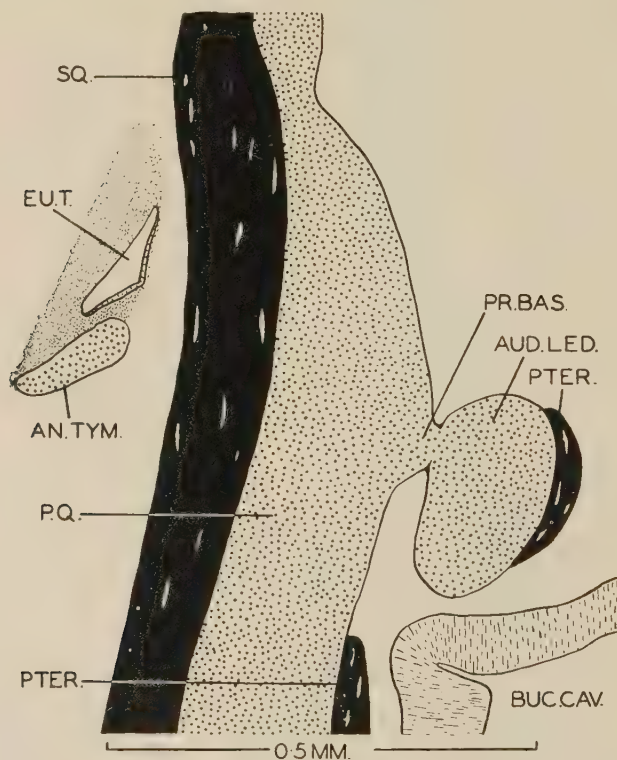


Fig. 27. Transverse section through the palatoquadrate in the region of the processus basalis. AN. TYM., anulus tympanicus; AUD.LED., auditory ledge; BUC.CAV., buccal cavity; D. P. P. Q., dorsal portion of the palatoquadrate; EUT., Eustachian tube; P. E. P., pars externa plectri; P. Q., palatoquadrate; PR. BAS., processus basalis; PTER., pterygoid; SQ., squamosum

The Eustachian tube

The proximal portion of the Eustachian tube has extended antero-dorso-laterally to lie between the posterior portion of the

pars quadrata and the auditory ledge. In the distal portion the small lumen present in the preceding stage has increased in size (Figs. 25, 26 and 27).

The palatoquadrata complex

The dorso-medial border of the pars quadrata shows a medially directed process, synchondrotically fused with the lateral surface of the auditory ledge. This process is the chondrified mesenchymatous band of an earlier stage (see p. 822) and represents the processus basalis (Fig. 26). The connexion between the auditory ledge and the processus basalis occupies a position ventral to the vena capitis lateralis and anterior and dorsal to the r. palatinus VII. Immediately

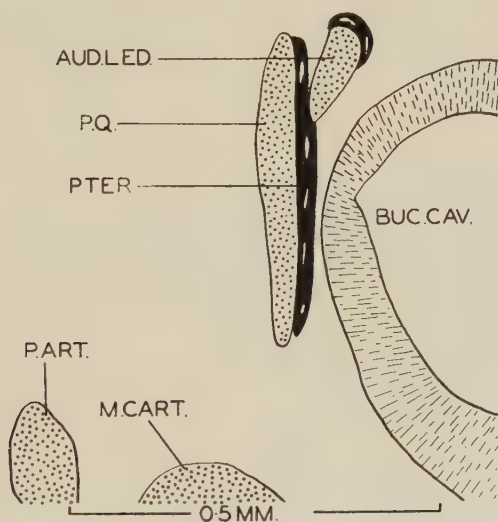


Fig. 28. Transverse section through the head in the anterior region of the auditory ledge. AN.TYM., anulus tympanicus; AUD.LED., auditory ledge; BUC.CAV., buccal cavity; M.CART., Meckel's cartilage; P.ART., pars articularis palatoquadrati; P.Q., palatoquadrata; PTER., pterygoid

ventral to the palatobasal fusion the posterior portion of the pars quadrata is excavated to form a passage for the postero-dorso-laterally directed Eustachian tube (Figs. 25 and 26).

The processus oticus is indistinguishably fused with the crista parotica. Comparing its present position with that of earlier stages, when it was still clearly distinguishable from the crista parotica, it is clear that the processus oticus occupies the ventro-medial area of the fused complex. As a result of the fusion of the processus

basalis with the auditory ledge ventral to the auditory capsule, a canal is formed through which pass the r. hyomandibularis and the vena capitis lateralis. This is the cranioquadrate passage.

STAGE 8

Adult: length from tip of snout to vent 35.6 mm.

The operculum

The ridge for the attachment of the tendon of the m. opercularis is considerably enlarged and points dorsolaterally.

The extent of the fossa fenestrae ovalis is clearly shown in this stage. It extends from the attachment of the crista praeopercularis to the lateral wall of the auditory capsule in front, to a short distance beyond the posterior portion of the operculum. In the anterior region the fossa is bounded laterally by the crista prae-

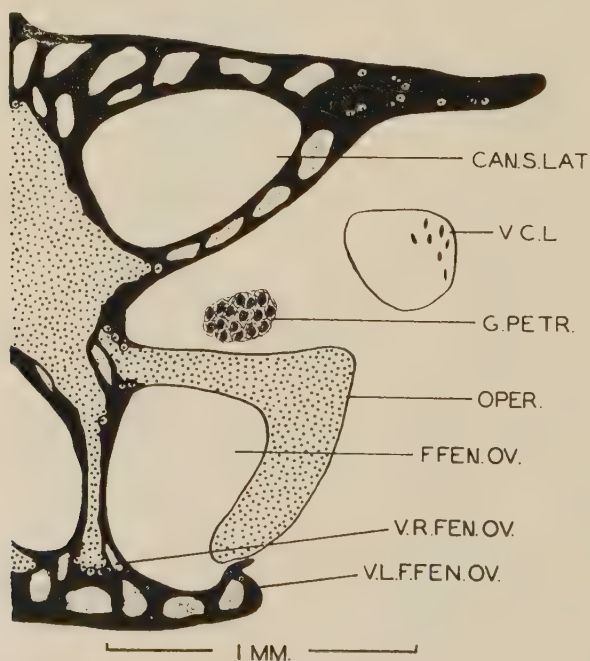


Fig. 29. Transverse section through the auditory capsule in the region of the operculum. CAN.S.LAT., canalis semicircularis lateralis; F.FEN.OV., fossa fenestrae ovalis; G.PETR., ganglion petrosum; OPER., operculum; V.C.L., vena capitis lateralis; V.L.F.FEN.OV., ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis; V.R.FEN.OV., ventral rim of the fenestra ovalis.

opercularis and is deeper in this region than posteriorly, where the ledge bounding it ventrally merges into the lateral wall of the auditory capsule. The dorsal and ventral boundaries of the fossa are respectively the lateral surface of the dorsal rim of the fenestra ovalis where the operculum is fused with it, and the distal border of the ventral ledge (Fig. 29). The fenestra ovalis is thus situated within the posterior region of the fossa fenestrae ovalis.

The pars interna, pars media and pars externa plectri

The pars interna is cartilaginous, but its lateral surface shows areas of perichondral ossification. Its ventral border is fused with the crista praeopercularis. It is much broader dorso-ventrally than in the preceding stage, extending, at its widest margins, from the crista praeopercularis ventrally to the dorsal rim of the fossa fenestrae ovalis, to which it is syndesmotically attached. Its spoon-shaped form simulates that of the operculum of earlier stages. A slight medio-lateral constriction at its ventral border shows the line of fusion between the pars interna and the crista praeoper-

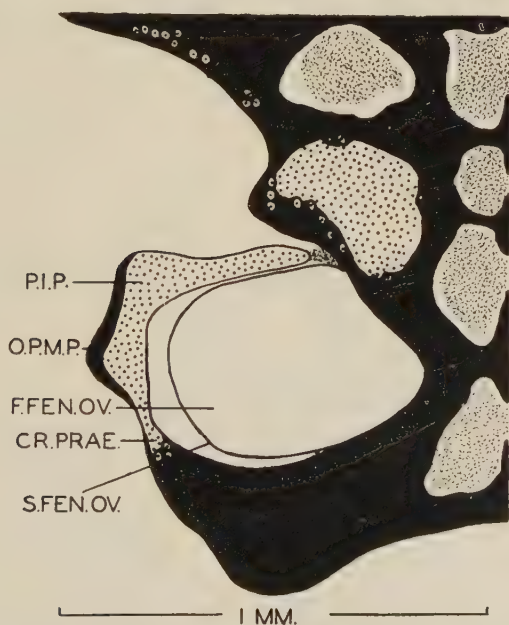


Fig. 30. Transverse section through the auditory capsule in the region of the pars interna plectri. CR. PRAE., crista praeopercularis; F. FEN. OV., fossa fenestrae ovalis; O. P. M. P., ossified pars media plectri; P. I. P., pars interna plectri; S. FEN. OV., saccus fenestrae ovalis.

cularis. The anterior portion of the pars interna is rod-shaped as in the preceding stages.

The mesenchymatous band representing the pars media plectri has undergone intramembranous ossification, as a result of which it is now possible to determine the border between the pars interna and pars media plectri. The pars media is intimately connected to, and forms a bony sheath over the anterior tip of the pars interna (Fig. 30). The anterior extremity of the pars media is not fused with the body of the pars externa, but with its dorso-medially projecting process (Fig. 31).

The pars externa, which is cartilaginous throughout, is approximately ovoid in shape and its broad lateral surface presses against the tympanum. The processus ascendens is cartilaginous and is fused with the posteromedial portion of the pars externa.

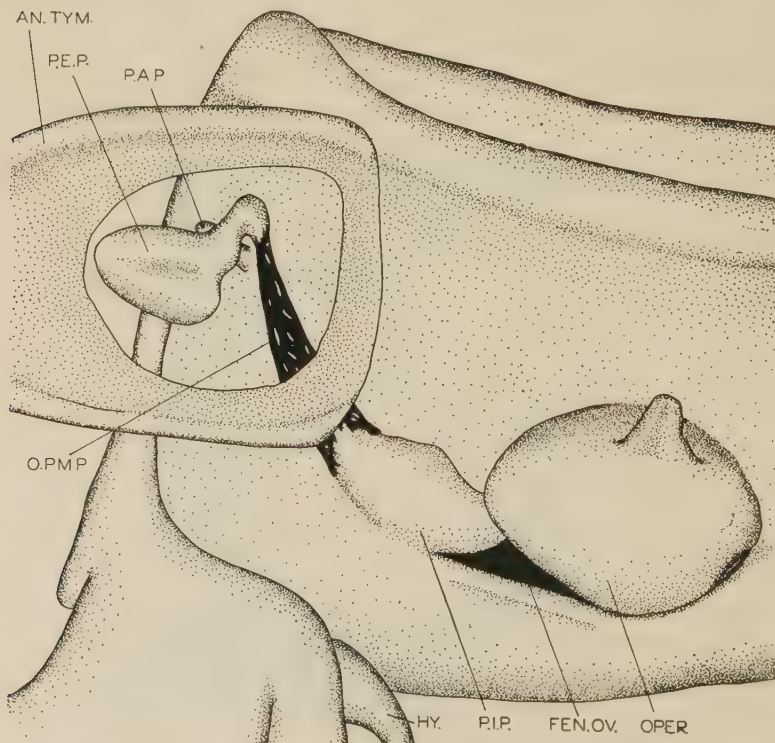


Fig. 31. Lateral reconstruction of the auditory capsule and associated structures in the adult. AN. TYM., anulus tympanicus; FEN.OV., fenestra ovalis; HY., fused ceratohyal and auditory ledge; OPER., operculum; O.P.M.P., ossified pars media plectri; P.A.P., processus ascendens partis externae plectri; P.E.P., pars externa plectri; P.I.P., pars interna plectri

The annulus tympanicus

The annulus tympanicus is approximately ring-shaped, the dorsal rim being thinner than the ventral one. The latter as well as the anterior portion of the annulus has broad medially-directed flanges supporting the sides of the funnel-shaped distal portion of the Eustachian tube. The tympanum is stretched over the outermost borders of the annulus.

The Eustachian tube

This tube has widened considerably and now forms a wide tunnel extending from the dorso-lateral border of the buccal cavity to the

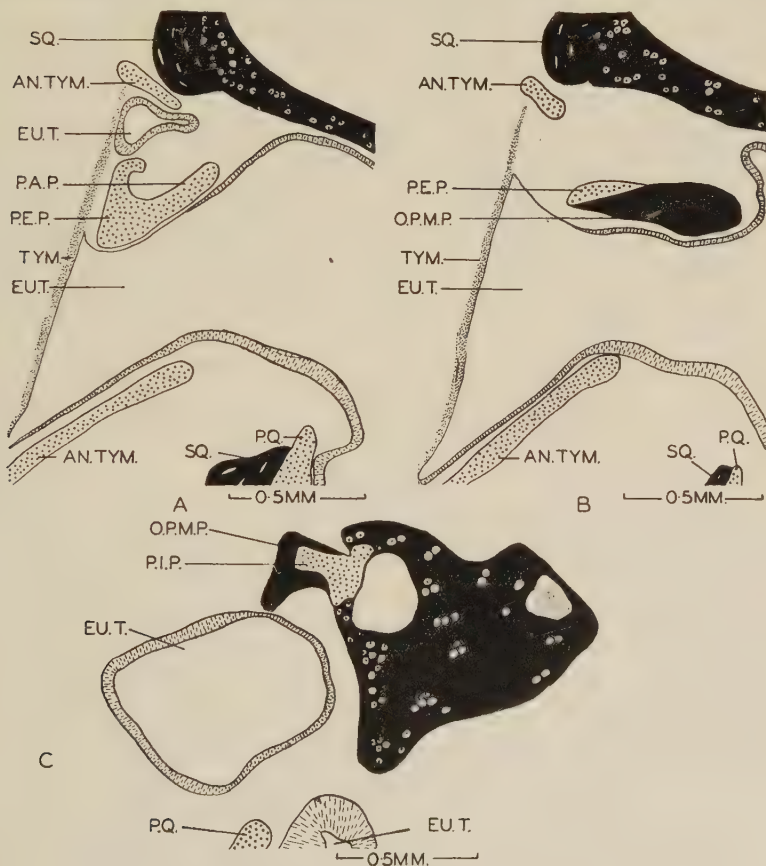


Fig. 32 A, B and C. Selected transverse sections through the sound-conducting apparatus in the adult arranged from anterior to posterior. AN.TYM., annulus tympanicus; E.U.T., Eustachian tube; O.P.M.P., ossified pars media plectri; P.A.P., processus ascendens partis externae plectri; P.E.P., pars externa plectri; P.I.P., pars interna plectri; P.Q., palatoquadrate; TYM., tympanum; S.Q., squamosum

tympanum (Fig. 32 A and B). The components of the sound-conducting apparatus lie in the connective tissue dorsal to the epithelium of the Eustachian tube (Fig. 32 A, B and C).

The palatoquadrate complex

The palatoquadrate has assumed the typical adult form. The processus pterygoideus is rod-shaped and extends forward from the medial surface of the pars quadrata, to form the posterior portion of the cartilage of the primary upper jaw. The backward rotation of the ventral portion of the palatoquadrate, which resulted in the vertical position of the pars quadrata in the preceding stage, has proceeded further. The pars quadrata now slants backward with the result that the pars articularis occupies a position which is posterior to the rest of the pars quadrata.

The pars quadrata itself is medio-laterally compressed to form a flat plate of cartilage. Ventrally it broadens into the now ossified pars articularis (quadrate), while its dorsal extremity merges into the processus oticus which, in turn, is fused with the crista parotica and the auditory capsule. The dorsal portion has shifted slightly laterally, probably owing to an increase in the length of the crista parotica.

Part 11

Résumé and discussion

In the *Amphibia* a middle-ear with the Eustachian tube and tympanum is found in only the *Anura*, and even in this order it is not universal. In the *Urodela* and *Apoda* the tympanic cavity and Eustachian tube are absent, and the sound-conducting apparatus has not the complex structure of that of the *Anura*. The "incompleteness" is generally ascribed to a reduction of the middle-ear in these two orders. A constant feature of aquatic and terrestrial *Urodela* is the appearance of a spiracular pouch in the development despite the absence of a tympanic cavity and an Eustachian tube in the adult (Kingsbury and Reed, 1909). In *Leiopelma archeyi*, which has non-aquatic tadpoles lacking both internal and external gills, four branchial clefts nevertheless open to the exterior for some time during the ontogeny; the hyoidean slit is in the form of a tube which never opens to the exterior (Stephenson, N. G., 1951). In

this species as in *Bombina* (Stadtmüller, 1931) the tube does not persist and expand to form the cavum tympani, but disappears in the same way as the branchial clefts. As *Leiopelma* and *Ascapheus* lack the tympanum, tympanic cavity and Eustachian tube in the adult, Stephenson (1951) expresses the viewpoint that the absence of these specialized middle-ear structures may well represent the primary condition and is not the result of a secondary loss. De Villiers (1931) contends that, although the ontogeny does not afford proof of it, the condition in *Hemisus*, which is similar in this respect to that of *Ascapheus* and *Leiopelma*, is a secondary one. He believes that the degeneration of the plectral apparatus and middle-ear has an undoubted bearing on terrestrial adaptation. Here we have two viewpoints which clash, not as far as descriptive embryology goes, but in the interpretation of evolutionary trends. The fact that tadpoles are extremely caenogenetic forces us to reconsider whether the ontogeny of the *Anura* is in broad outlines a recapitulation of their phylogeny. It is important to note that the ontogeny need not necessarily retrace the steps of phylogeny, but may lead straight on, by the most direct means, to the final result (Drooglever Fortuyn, 1922). In this way certain early stages of development may be omitted in the ontogeny. It is clear that a study of the ontogenetic stages without comparison with and corroboration by palaeontological evidence may be useless, phylogenetically speaking. The palaeontological data at our disposal are, at present, limited and apparently only serve to complicate the issue in some of these problems. This gap in our knowledge is, however, being filled through the discovery of more and better preserved fossils.

The interpretation of the course which evolution has taken is further confused by morphological divergencies within the class *Amphibia*. De Villiers (1934, p. 3) points to the crux of the problem by stating: "The main difficulty in utilising the results obtained from a comparative study of the skulls of living Amphibia in arriving at a conception of the structure of the skull in the first land vertebrates, lies in the unfortunate coincidence, that the affinities of Urodela are obscured by neoteny, and those of the other two living groups by specialisation in the adult condition, coupled in the *Anura* with a markedly caenogenetic type of development."

In many cases it is difficult to distinguish whether a structure is degenerate or specialized, and many characters of recent *Amphibia*

could be interpreted in either way. EVANS (1944) expresses the view that the living *Amphibia* are less primitive than is usually assumed. According to him they show more points of divergence from the primitive tetrapod stem than does, for instance, the reptile *Iguana*.

The *Pipidae*, aquatic, and usually assumed to be neotenic owing to the persistence in the adult of lateral line sense organs, are characterized by a well-developed plectral apparatus and the smallness or absence of the operculum. This is in accordance with the generally accepted idea that the operculum developed as an adaptation to terrestrial life.

The sound-conducting apparatus of the *Anura* consists of two dissimilar structures, syndesmotically fused with each other. They are: the disk-shaped operculum, occluding the greater part of the fenestra ovalis, and the rod-shaped columella auris having proximal and distal enlargements. The proximal portion of the columella auris is syndesmotically connected with the antero-medial surface of the operculum and synchondrotically fused with the ventral rim of the fenestra ovalis, while the distal enlarged portion presses against the tympanum. Sound waves are presumably conducted to the sacculus of the inner ear through the membrana fenestrae ovalis which forms a membrane between the inner and the middle-ear. The proximal portion of the columella as well as the operculum are in contact with the membrana fenestrae ovalis. The latter is a thick mesenchymatous disk completely occluding the fenestra ovalis. Thin membranes, similar to and continuous with the perichondria of the inner and outer surfaces of the dorsal and ventral rims of the fenestra ovalis, form the medial and lateral surfaces of this disk. A study of the histology of this disk would appear to confirm the theory that it represents dedifferentiated capsular cartilage, and furthermore, that the original perichondria are retained as the membranes of the medial and lateral surfaces of the disk. It is interesting to note that in early intracapsular stages of *Leiopelma*, the fenestra ovalis is demarcated by a zone which remains procartilaginous while the rest of the auditory capsule continues to chondrify (Stephenson, N. G., 1951). Within this procartilaginous sheet the operculum develops.

At the onset of the development of the auditory capsule of *Bufo angusticeps* the floor and medial sides remain unchondrified. As a result of this the medial border of the fenestra ovalis is confluent with the basicapsular fenestra, which is located between the para-

chordal and the auditory capsule. The anterior and posterior borders of this fenestra are formed by the basicapsular and basivestibular commissures respectively. In this intercommissural region of the parachordal there is positive evidence of cell proliferation, and it seems highly probable that cells from this source participate in the formation of at least the ventro-medial portion of the floor and the ventral portion of the medial wall of the auditory capsule. This is in accordance with the views of Gaupp (1906) and of Miyawaki (1929). The latter states: "Die Ohrkapsel stammt von dem verdichteten periodischen Gewebe ab, das sich zum periodischen Knorpel differenziert. Zum Aufbau der Ohrkapsel wird jedoch nicht nur dieses Gewebe verwendet, sondern es beteiligt sich auch daran noch ein Teil der Basalplatte" (p. 34). De Beer (1937), however, has shown that in *Alytes* the floor of the auditory capsule chondrifies at an early stage, thereby excluding the parachordal from sharing in the formation of the medial border of the fenestra ovalis. This is also true of *Leiopelma archeyi*, in which Stephenson (1951) found that: "There is no basicapsular fenestra and, although slight lateral development of the parachordals leads to a straightening of the sloping medial walls of the auditory capsules, the early establishment of the floor of the auditory capsule, though still procartilaginous, prevents any marked lateral extension of parachordal cartilage" (p. 209).

The early establishment of the floor of the auditory capsule in both *Alytes* and *Leiopelma* does not necessarily imply that the floor of the capsule in these two genera is fundamentally different in origin from that of *Bufo angusticeps*. Although the chondrification of the capsular floor in the two first-mentioned genera takes place at an earlier stage of the development than in *Bufo*, it does not exclude the possibility of cells of parachordal origin participating in its formation.

Owing to their phylogenetic position the *Labyrinthodontia* are of special interest for the elucidation of the problems concerning the homologies of the various parts of the sound-conducting apparatus of the *Anura*. According to the generally accepted view, as expressed by Romer (1947), they represent a large group of Palaeozoic and Triassic tetrapods from which arose on the one hand the basal stock of all tetrapods and on the other the ancestors of the reptiles and other higher vertebrate classes (see however remarks on p. 852). The *Labyrinthodontia* themselves underwent a series of

considerable evolutionary developments between their first appearance and their extinction in Triassic times. According to Romer (1947) the earliest types were primitive aquatic forms. In the Carboniferous there was a trend towards the stouter limbed land types, in the Permian regression took the place of progress, while the Triassic end-forms were degenerate and incapable of leaving the water.

Of the neurocranium of the *Labyrinthodontia* Romer (1947) states: "Our knowledge of the braincase is limited. In many cases we know nothing at all of its structure; in most other cases we know, at the most, such a few features as can be seen from the ventral and occipital aspects" (p. 47). Forms which are relatively well known are *Seymouria* (White, 1939), *Kotlassia* (Bystrow, 1944), *Benthosuchus* (Bystrow and Efremov, 1940), *Eryops* (Sawin, 1941), *Edops* (Romer and Witter, 1942), certain *Embolomeri* (Watson, 1926) and some *Trematosauria* (Säve-Söderbergh, 1936). From the description published it appears that the primitive type of braincase is relatively high and narrow, as in the fish ancestors and reptilian descendants of the *Labyrinthodontia*. In the advanced *Temnospondyli*, however, there is a tendency to develop a somewhat flatter structure, reminiscent of the platybasic type of the modern *Amphibia*. The otic capsule is partly cartilaginous and partly ossified. "... laterally the otic capsule projects upward as the powerful paroccipital process to end beneath the tabular at the postero-lateral corner of the skull table. Above this process is the posttemporal fossa. Ventrolaterally the capsule forms most or all of the margin of the fenestra ovalis housing the head of the stapes" (Romer, 1947, p. 51). In the *Temnospondyli*, in which the fenestra ovalis is situated fairly ventrally and does not project, reduction of ossification of the opisthotic and of the prootic results in the apparent inclusion into the periphery of the fenestra ovalis of elements such as the parasphenoid, basioccipital and the exoccipital. "It is reasonable to conclude that there was in life a completion of the margins of the fenestra by cartilage proper to the otic capsule, but further data are needed" (Romer, 1947, p. 53).

In the *Rhachitomi*, the fenestra ovalis is described in *Edops* (Romer and Witter, 1942) as a large opening on the lateral aspect of the otic capsule. The dorsal and lateral margins of this opening are clearly defined and well ossified; ventrally however the margins are incomplete and "Here there is a ventral extension

of the otherwise subcircular fenestra, bounded ventrally, as the specimen is preserved, by the rim of the parasphenoid. This area was occupied by a corresponding ventral expansion of the stapedial footplate. At the anterior edge of this region the stapes was continuous with the superficial portion of the adjacent area of the brain case" (p. 945). Although the columella is well-developed in *Dvinosaurus*, Bystrow (1938) could not find the fenestra ovalis. According to him this is due to the circumstance that the cartilaginous wall of this region of the skull was not retained in the fossilized state.

The *Embolomeri* are not considered to be ancestral to the *Anura*. It is generally accepted that they are on the line leading to the *Reptilia*, but it is interesting to compare the region of the auditory capsule in which the fenestra ovalis is situated in these *Amphibia*, with the same region of the *Rhachitomi*. In the seymouriamorph *Kotlassia prima*, Bystrow (1944) found that the large bony prootic unites with the paroccipital (opisthotic) and participates in the formation of the fenestra ovalis by bounding it anteriorly. In this form therefore, the fenestra ovalis is completely surrounded by otic capsule components, as is to be expected. However in one embolomorous labyrinthodont, *Palaeogyrinus decorus*, Watson (1926) found that the suture between the prootic and the opisthotic is excavated to form a deep pit, the lower wall of which is formed by the basioccipital. It thus occupies the position of the fenestra ovalis, differing only from the latter in being a depression in instead of a perforation of the wall of the auditory capsule. In view of this difference Watson (1926) proposed to call this pit the pseudo-fenestra ovalis.

The supposed osteolepidotian ancestors of the *Labyrinthodontia*, such as *Osteolepis* (Watson, 1926), *Rhizodopsis* (Säve-Söderbergh, 1936), and "*Megalichtys*" (Romer, 1937) do not have a fenestra ovalis. A vestibular fontanella occurs in certain paleoniscids and in *Eusthenopteron* (Jarvik, 1954). On the available evidence it is impossible to decide, as the latter author rightly points out, whether in the living animal this fontanella was only partly filled with cartilage so that a fenestra ovalis was present, or whether it was completely occluded by cartilage. The fenestra ovalis was evidently developed in the transition to terrestrial life so as to form a more pliable and direct means of contact between the middle ear and the internal ear. It is a well-known fact that

water, as a sound-conducting medium, is far superior to air, therefore sound vibrations of the same amplitude are perceived more weakly on land than in the water. In an attempt to rectify this, that portion of the wall of the auditory capsule in contact with the sacculus, was probably cut out in much the same way as would be inferred in the ontogeny of the *Urodela*. In these amphibians Kingsbury and Reed (1909) find that the operculum is formed from part of the auditory capsule. The cartilage breaks down along a line marking the borders of the future operculum; it is then absorbed, and in this way the fenestra ovalis is established.

Phylogenetically then, it appears that the mesenchyme of the membrana fenestrae ovalis represents the dedifferentiated portion of the ventro-lateral wall of the auditory capsule. The possibility is not excluded that elements of parachordal origin may participate in forming the ventral border of the fenestra and that a portion of it is dedifferentiated and incorporated into the membrana fenestrae ovalis.

The operculum

The operculum, as a separate entity, is only found in the *Anura* and in the *Urodela*; in the former the operculum and the columella are syndesmotically connected to each other. In the ontogeny of the *Anura* the operculum is the first component of the sound-conducting apparatus to appear. During the ontogeny the mesenchyme of the membrana fenestrae ovalis differentiates into chondroblasts which form the cartilage of the operculum. From the earliest stages up to the adult form the operculum never occludes the anterior portion of the fenestra ovalis, but posteriorly it extends past the posterior margin of the fenestra. The anterior portion of the fenestra is occupied by the proximal portion of the columella, if that element of the sound-conducting apparatus is present. In *Leiopelma*, which has no columella, Wagner (1934) has shown that the anterior portion of the fenestra is non-occluded. This is also the case in *Ascaphus* (Author).

In the *Anura* the dorsal portion of the operculum is syndesmotically fused with the lateral surface of the dorsal rim of the fenestra. In *Bufo angusticeps* neither the ceratohyal nor the palatoquadrate assists in any way in the formation of the operculum. This is also the case in *Rana fusca* (Gaupp, 1893), *Hyla arborea* (Miyawaki, 1929), *Megalophrys montana* (Kruijtzer, 1931), *Rana*, *Pelobates* and *Calyptocephalus* (Reinbach, 1949).

The development of the operculum suggests that it is formed from material which is mainly capsular in origin. The possibility that the basal plate, by virtue of its apparent participation in the formation of at least a portion of the medial wall and floor of the auditory capsule, contributes to the formation of the operculum, cannot be excluded. In developmental stages of the *Urodela*, Kingsbury and Reed (1909) were able to show that the "... histolysis of the thin cartilage on the medial side of the future operculum is severing its continuity with the remainder of the floor of the otic capsule. The operculum thus arises from a portion of the floor of the ear capsule ..." (p. 559). The proximal portion of the columella is usually not connected to the operculum, but in most forms it lies very close to it. The fact that the anterior portion of the operculum lies medially to the posterior portion of the columella is of no great significance since this is also the case in *Xenopus* (Gaupp, 1898).

A separate operculum has to date not been found in the *Apoda*; the sound-conducting apparatus in the latter order consists of a "style" and a "footplate", which are always synostotically fused with each other. In *Dermophis mexicanus*, de Jager (1939) has found that the footplate fills the entire fenestra ovalis and is connected to its edges by means of dense connective tissue. Anteriorly the footplate overlaps the anterior rim of the fenestra ovalis and is in cartilaginous continuity with the lateral side of the skull. It is furthermore interesting to note that the style joins the footplate near its anterior end; and also that the posterior portion of the footplate is cartilaginous. In the *Anura* the proximal portion of the columella fills the anterior portion of the fenestra ovalis and is attached to the antero-medial side of the operculum. It is also important that in genera like *Boulengerula*, *Dermophis*, *Coeccilia*, *Siphonops* and *Geotrypetes* de Jager (1940) finds that the footplate is synchondrotically fused with the side-wall of the otic capsule, thus strongly resembling the cartilaginous fusion of the dorsal rim of the operculum with the lateral wall of the auditory capsule in the *Anura*.

Marcus, who has contributed extensively to our knowledge of the *Apoda*, states that in *Hypogeophis*, the stapes is of dual origin: the style is derived from the hyoid arch while the footplate develops from the wall of the auditory capsule and becomes fused with the style. In advanced larval stages new cartilage is formed out of the dorsal rim of the fenestra ovalis and later breaks loose from the wall of the capsule and fuses with the style (Marcus, 1935). This

new addition Marcus interprets as the footplate of the stapes. In later stages the style and footplate become synostotically fused. It is important to note the similarity between the ontogenesis of the footplate, as illustrated in *Hypogeophis*, and that of the operculum in the *Urodela*, as has previously been described. Furthermore, a study of the development of the operculum in the *Anura*, as seen in *Bufo angusticeps*, shows that it is formed from dedifferentiated capsular cartilage. The conclusion therefore seems inescapable, that the footplate of the *Apoda* and the operculum of the *Urodela* and *Anura* are homologous structures.

In *Benthosuchus sushkini* Bystrow and Efremov (1940) find the columella is isolated and that it gradually thickens from the position of the foramen arteriae stapediae towards its proximal end. The latter terminates in a large base with "... ragged margins and rugose lower surface" (p. 126). This indicates that the proximal portion of the columella in the living specimen was cartilaginous and probably much larger than it appears in the fossilized state. This cartilaginous portion might well have formed a footplate to the stapes as in the *Apoda*. In *Eryops*, both Sushkin (1927) and Sawin (1941) have described the columella; but both authors figure at its base an element which they questionably identify as the operculum. In this form then, either the entire operculum or a portion of it must have been ossified or calcified in order to have become fossilized. In most modern *Anura* the operculum never ossifies, but in *Elachistocleis ovalis* Pentz (1943) has shown that "The operculum is perichondrally ossified at intervals on its lateral and medial periphery and even shows signs of incipient enchondral ossification" (p. 204). De Villiers (1934) states that the lateral surface of the operculum of *Microbatrachella* shows a distinct margin of perichondral bone, while du Toit (1934) has found that in *Crinia* the posterior portion of the operculum is weakly perichondrally ossified. According to de Villiers (1934) the large, saucer-shaped operculum of *Ascaphus truei* also is calcified to a great extent. The apparent absence of the operculum in the *Labyrinthodontia* is probably due to the circumstance that this element remained cartilaginous and is unlikely to have been preserved in the fossil state. In support of this theory it can be stated that in the seymouriamorph, *Kotlassia prima*, Bystrow (1944, p. 387) finds that "The widened lower part of the stapes does not adhere to the edges of the fenestra ovalis indicating that the interval between the stapes and the edge

of the paroccipital behind was covered at the back by a cartilaginous operculum, as in contemporary Anura and Urodela.”

Versluijs (1924) regards the operculum as an adaptation to terrestrial life, and suggests that the terrestrial forms of recent *Amphibia* would have a well-developed operculum while the aquatic forms would show a better developed plectral apparatus. The work of de Villiers (1932) on the sound-conducting apparatus of the *Pipidae* affords additional evidence in support of this theory. He finds that “Das Hörskelett der Aglossa zeichnet sich vor allem durch die Größe des Plectralapparates und die Kleinheit oder das gänzliche Fehlen des Operculums aus. Wenn, wie manchmal angenommen wird, das letztere ein als Anpassung ans Landleben erworbenes Gehörknörpelchen ist, wären die Aglossa ausgesprochen aquatile Anuren, was auch im allgemeinen zugegeben wird” (p. 52). The fact that an operculum is absent in some of these forms does not necessarily mean that their ancestors never possessed one. The *Pipidae* and other aquatic anurans, are, phylogenetically speaking, terrestrial forms which have reverted to an aquatic form of life. This is proved by the retention of the operculum in permanently aquatic forms such as *Xenopus* (de Villiers, 1932). The absence of an operculum in *Hymenochirus curtipes* and *Pipa americana* (de Villiers, 1932) must be ascribed to a secondary loss of this structure.

The musculus opercularis, which is inserted into a dorso-laterally projecting ridge of the cartilaginous operculum is well developed in *Bufo angusticeps*. This muscle, which is a portion of the musculus levator scapulae superior, is a derivative of the epibranchial hypaxonic musculature. It is generally accepted that the m. opercularis assists in the transmission of sound vibrations to the inner ear. In those forms in which a tympanum and middle-ear structures are absent, it is the sole conductor; sound-waves pass through the fore-limbs and the scapula and then apparently along the m. opercularis to the operculum. Eiselt (1941) states: “Der M. opercularis und das Operculum arbeiten als Bewegungskorrelations- und nicht, wie früher angenommen wurde, als Vibrationsleitungsorgan” (p. 213). According to him the burrowing habits of the *Apoda* and some *Urodela* have resulted in the disappearance of the middle ear, tympanum and pars externa plectri. However, *Ascaphus*, which is not a burrowing form, has neither a tympanum nor a columella, while *Xenopus*, a permanently aquatic anuran, does possess a small operculum.

The columella auris

In *Bufo angusticeps* the pars interna plectri originates as a mesenchymatous condensation in the antero-dorsal portion of the membrana fenestrae ovalis, and since it has been maintained that this membrane is a dedifferentiated portion of the original capsular wall, it can be concluded that the pars interna is capsular in origin. As in the case of the operculum, the mesenchyme of the membrana fenestrae ovalis contributes to its further development. From an early stage a mesenchymatous band extends antero-dorso-laterally from the pars interna and later undergoes intramembranous ossification to form the pars media plectri. The latter is fused distally with the pars externa plectri, a derivative of the processus muscularis palatoquadrati. The pars externa presses against the tympanum, which is stretched over the ring-shaped anulus, having the same origin as the pars externa.

Initially the pars interna and the crista praeopercularis are merely apposed to each other, but just before metamorphosis they fuse with each other, and a longitudinal indentation is all that remains to indicate their separate origin. At no stage of development are there any signs that the hyoid arch contributes to the formation of the pars interna. In fact in those earlier stages where the anlage of the pars interna is laid down, the entire hyobranchial skeleton occupies a position ventral to the buccal cavity. Only after metamorphosis does the dorsal portion of the ceratohyal fuse with the base of the auditory ledge, which occupies a position anterior to the fenestra ovalis. Without a knowledge of the ontogeny, it might be thought that the hyoid arch, owing to its position in the adult, has participated in the formation of the pars interna. The pars media plectri remains mesenchymatous up to the adult stage when it undergoes intramembranous ossification. It develops shortly after the pars interna and represents an antero-laterally directed mesenchymatous prolongation of the latter. Except in the adult stage, where it is ossified, the proximal margin of the pars media is indistinguishable from the cartilaginous pars interna. Before the pars externa is developed the distal portion of the pars media broadens out into sparsely arranged mesenchyme in the region of the crista parotica and of the processus oticus. It definitely does not originate from either of them.

The problem of the origin and homology of the sound-conducting apparatus of the *Anura* mainly revolves around the origin of the

columella auris or some part of it. There are two schools of thought: those who maintain that either the entire columella auris, or a specific component of it, is of hyoid derivation, and those who specifically rule out the participation of the hyoid arch in its formation. The main protagonists of the former school include Reichert (1838), Parker (1870), Gadow (1888), Broman (1899), Versluijs (1903), Schmalhausen (1923), Salvadori (1928), Gazagnaire (1932) and Stephenson (1950).

As Gaupp (1893) gave an excellent résumé and a critical analysis of the work done on this problem up to that time, a rediscussion of these works will, as far as possible be omitted. It must however be emphasized that even Gaupp, though he was absolutely convinced of the origin of the different parts of the columella, later became doubtful about the non-participation of the hyoid arch in its formation. Thus his statement that the hyoid arch "... hat zur Columella-Bildung durchaus keine Beziehungen" (1893, p. 397), was modified: "... trotzdem sie ontogenetisch im Zusammenhang mit der Labyrinthkapsel auftritt und von dieser aus sich entwickelt, doch auf die Hyomandibula zurückzuführen ist, nicht für so absurd halten, als sie zuerst scheinen könnte (1898, p. 1064). Gaupp based the latter theory on the evidence of Huxley (1875), who stated that the relationship of the n. facialis to the hyomandibula and the columella was the same. Furthermore, he says, that: "... es bleibt immerhin schwer, sich vorzustellen, daß das Skelettmaterial, das die Hyomandibula der Fische bildete, bei den Amphibien ganz zugrunde gehen soll" (p. 1064). The relationship of the n. facialis to the hyomandibula of fishes cannot be accepted as a criterion for the determination of the homology of these two structures, as its course varies considerably within the class. In *Selachii* (de Beer, 1924) the r. hyomandibularis VII passes out in front of and dorsally to the hyomandibula: in *Acipenser* (Sewertzoff, 1928) behind it; in *Amia* (Pehrson, 1922), *Lepidosteus* (Veit, 1911) and *Salmo* (de Beer, 1927) through a foramen in it, and in *Gadus* (de Beer, 1937) in front of it. Even in the fishes the position occupied by the hyomandibula is not constant. In the *Selachii* (de Beer, 1924) it is directly attached to the ceratohyal and its dorsal end articulates with the auditory capsule medially and ventrally to the vena capitis lateralis. In the *Osteichthyes* the hyomandibula is not attached directly to the ceratohyal, but to an intermediate cartilage, the interhyal, while the hyomandibula articulates with the wall

of the auditory capsule laterally and dorsally to the head vein. Furthermore the evolution of all lines of vertebrates has constantly required the reduction and loss of old specializations as new ones are required (Gregory, 1951). The transformation of the *Crossopterygii* into primitive *Amphibia* involved among other things the reduction and loss of the bony operculum as well as the reduction of the cleithrum (Gregory, 1951). Apparently Gaupp did not know that the columella auris could be absent in certain forms such as *Ascapheus* (de Villiers, 1934), *Leiopelma* (Nieden, 1923), *Hemisus* (de Villiers, 1931), *Melanobatrachus* and *Hoplophryne* (Parker, 1934) and *Brachycephalus* (McLachlan, 1943).

The homologues of the different components of the sound-conducting apparatus of recent *Amphibia* cannot be sought in recent fishes, but in those extinct forms, which according to all the available evidence are regarded as the most likely ancestors of the *Amphibia*. The *Crossopterygii*, and among them the extinct *Osteolepidoti*, fulfil the requirements for the ancestors of the *Rhachitomi*, the suborder of the *Labyrinthodontia* from which arose the recent *Anura*. Various features of the *Urodela*, however, suggest that they have diverged at a rather early stage of tetrapod evolution from the lines leading to the *Anura* and *Amniota*. In his paper on the origin of the tetrapod limb Holmgren (1933) comes to the conclusion that the *Labyrinthodontia* and *Anura*, belong to a tetrapod group which "... has originated from fish ancestors, probably crossopterygians with dichotomically branched pectoral fin skeleton, whereas the urodeles must be considered to have originated from fish ancestors, (crossopterygian or dipnoan), with a short biserially arranged archipterygium" (p. 288).

Various investigators, especially those of the Swedish school of comparative anatomists, incline to the opinion that the urodeles and the anurans arose independently of each other from different stocks of crossopterygian ancestors. Jarvik (1942) produced important new facts in support of this view, and the accumulated evidence for the theory of the diphyletic origin of anurans and urodeles is such that it at least deserves serious consideration.

In the field of the experimental biology, Luther (1924) has shown that the removal of the otic sac in *Rana esculenta* embryos resulted in the non-development of the auditory capsule, operculum and pars interna plectri in the side operated on. The pars externa, pars media and annulus tympanicus developed normally as did the audi-

tory apparatus on the other side. The dependence of the operculum and pars interna on the *presence* of the auditory capsule, cannot be accepted as evidence for the derivation of these structures from the auditory capsule as de Beer (1937) has shown, but neither does it indicate the non-participation of the auditory capsule in the formation of the anulus tympanicus, pars externa and pars media plectri. This is not quite in accordance with the ontogenetic evidence, as the pars media develops as a mesenchymatous band from the pars interna outwards. The fact that the pars media does not become cartilaginous in the adult but ossifies intramembranously, indicates that it does not merely represent an elongated anterior portion of the pars interna. A study of the development of *Bufo angusticeps* shows the derivation of the anulus tympanicus as well as of the pars externa plectri from the processus muscularis palatoquadrati. Whether the extreme distal portion of the pars media, which fuses with the pars externa when the latter is formed, late in ontogeny, is partly formed by the mandibular arch is difficult to say. At the formation of the pars externa and the anulus tympanicus the mesenchyme from which these two structures are formed, is spread over a wide area and merges into the distal portion of the pars media. As the adult pars media is preceded by a mesenchymatous band, Reinbach (1949) favours the view that its name should be changed from ligamentum suspensorio-columellare (Gaupp) to that of ligamentum intermedium, but this only seems to complicate the issue. The "ligamentum" is nothing but the mesenchymatous anlage of the pars media, and further it is not a true ligament. De Beer (1937) apparently considers the pars media to be a distal prolongation of the pars interna, stating that: "The pars interna of the columella no longer runs forwards to the quadrate but sideways to that part of the skin where the tympanum is formed and where it is fused with another cartilaginous element, the pars externa columellae or plectri ..." (p. 207). Reinbach (1949) further suggests that the names pars interna, and pars media plectri should be replaced by pars otica columellae, and the pars externa plectri by pars quadrata columellae. These terms have much to be recommended as they more accurately reflect the nature of the components of the columella than does the Gauppian nomenclature.

Schmalhausen (1923) postulates for the *Anura*: the hyomandibula is "... wahrscheinlich in dem distalen selbständigen Teile des

Gehörknöchelchens (Pars externa plectri) erhalten, ..." (p. 540). He moreover maintains that the processus ascendens plectri is similarly of hyomandibular origin. At the end of the metamorphosis the ceratohyal attaches itself to the ventral surface of the auditory capsule immediately anterior to the fenestra ovalis. Without knowledge of the larval development of the hyoid arch it would be easy to imagine that the columella is derived from this arch. At the time when the anlage of the pars interna is laid down, the entire hyobranchial skeleton occupies a position ventral to the buccal cavity, and is in no way attached to it. Similarly, the anlage of the pars externa and of the processus ascendens plectri occupies a position well removed from any part of the hyobranchial skeleton. In spite of the fact that he too could find no connexion between the hyoid arch and the columella, Litzelmann (1923) believes that it is not the dorsal portion of the hyoid arch which forms the columella but that " . . . seine allererste Anlage in einem Zustand abgegliedert wurde, der für uns nicht mehr unterscheidbar ist" (p. 490). Without both ontogenetic and palaeontological evidence to support it, this hypothesis although possible, seems highly improbable.

Salvadori (1928) found that in *Bufo vulgaris*, *Bufo viridis* and *Rana esculenta* " . . . il plettro ha una doppia derivazione: la porzione interna di esso, detta anche pseudopercolo, si origina dalla condricificazione indepenete e tardiva di una parte (porzione anteriore del tessuto di chiusura della finestra ovale) del primitivo abbozzo mesoblastico della capsula periotica; la porzione laterale invece si forma per differenziazione di una parte del legamento ioideo (rappresentante della porzione prossimale dell'arco ioideo)" (p. 430). An exhaustive investigation of a complete developmental series of *Bufo angusticeps* confirms Salvadori's observations as far as the development of the pars interna is concerned, but the pars externa is definitely not of hyoid origin as claimed by him.

Stadtmüller (1931) found a small independent cartilage in a niche in the pars articularis palatoquadrati in the adult forms of *Bombina pachypus*, *B. igneus* and *B. maximus*. He called it the cartilago para-articularis. This cartilage he believes to be the residue of the pars externa plectri, a structure which is absent in this genus. Although Stadtmüller was unable to trace its origin, he surmises that, "Auf früh larvaler Entwicklungsstufe wird Knorbelblastem am distalen Ende des Hyalbogens, das sonst bei den Anuren nach

der allgemeinen Annahme die Pars externa plectri bilden soll, entweder überhaupt bei Anuren teilweise für diese Bildung unverbraucht dem Bildungsmaterial des Palatoquadrats angelagert, verknorpelt nicht, oder es geht wohl gewöhnlich bei der knorpeligen Differenzierung im Palatoquadrat auf, nur hier bei *Bombinator* verknorpelt es selbständig zur Cartilago paraarticularis, wobei der andere Teil nicht zur Bildung einer Pars externa plectri verwendet wird — denn hier fehlt diese ja" (p. 795).

The position occupied by the cartilago para-articularis seems to correspond to that of the anlage of the pars externa in the ontogeny of *Bufo angusticeps*. Moreover, the circumstance that it too is closely applied to the palatoquadrate complex strengthens this view. The supposed derivation of this cartilage from the hyoid arch cannot, however, be accepted. As Reinbach (1949) has shown, the cartilago para-articularis lies in a niche in the pars quadrata which never, during ontogeny, has any connexion with the hyoid arch. This view is corroborated by similar ontogenetic evidence in *Bufo angusticeps*. In the larva, the attachment of the hyoid arch to the palatoquadrate takes place only on the ventral surface of the latter. In the adult the hyoid arch is fused with the auditory capsule. Stadtmüller's theory that material of hyoid origin can become incorporated into the palatoquadrate at an early stage in larval development; that it then either does not chondrify, or else fuses unrecognisably with the palatoquadrate, is very improbable. In any case the pars externa plectri originates from the débris of the processus muscularis palatoquadrati and not from that portion of the palatoquadrate which is in contact with the hyoid arch in larval stages.

In *Leiopelma archeyi* (N. G. Stephenson, 1948—49) an irregular mass of procartilage is developed beneath the auditory capsule but distinct from it. This mass is connected by a faint but distinct tract of mesenchymatous cells to the ceratohyal below. Furthermore, from its earliest appearance in the intracapsular embryo it is seen to be pierced by the a. stapedialis. Later a joint appears in the chondrifying mass the upper portion of which becomes attached to the auditory capsule both in front of and behind the r. hyomandibularis VII thus forming a canal for it. The other portion attains secondary attachment to the pars quadrata, forming the basal process of the adult. N. G. Stephenson claims that the floor of the facial canal and the basal process of the pars quadrata are of

hyoid origin. For the basal process he suggests the term "hyobasal" process; for the cartilaginous floor of the facial canal Watson proposed the name "otohyoid ledge".

Without venturing upon a detailed discussion of the homology of the basal plate and of the auditory ledge (basitrabecular process) in the *Anura* it should be noted that in *Bufo angusticeps* the auditory ledge is definitely of capsular origin. It does not arise autochthonously but its anlage appears as a rounded protuberance proliferating from the ventral surface of the floor of the auditory capsule. Furthermore, at the time when the anlage of the auditory ledge appears, the lateral border of the buccal cavity as well as the first branchial arch forms an effective-barrier between it and the ceratohyal. In this region the latter lies very far ventrally, immediately above the dermis. In slightly older stages a mesenchymatous rod grows out from the auditory ledge and becomes connected with the ventromedial surface of the palatoquadrate, which is situated slightly antero-laterally to the auditory ledge. Only in the juvenile stage does the dorsally directed posterior portion of the ceratohyal become synchondrotically fused with the base of the cartilaginous auditory ledge. In *Ascaphus*, van Eeden (1949) found a marked increase in the density of the tissue separating the buccal epithelium from the cranial cartilage. This condensation which lies in the angle between the medial surface of the palatoquadrate flange and the cranial floor constitutes the forerunner of the processus basalis and of the auditory ledge. Concerning a later stage he states that: "Although the ceratohyal is also being eroded perichondrally, it contributes nothing towards the above-mentioned condensation" (p.76).

In *Bufo angusticeps* the course of the a. stapedialis is clearly defined. After leaving the a. carotis interna it passes laterally *below the auditory ledge without piercing it*. In this region collagenous connective tissue attaches the dorsal portion of the ceratohyal to the auditory ledge above, and the artery seems to pierce this tissue (Fig. 14). In later stages the a. stapedialis is seen to have the same relation to the auditory ledge, and furthermore passes laterally in front of the cartilaginous fusion of the ceratohyal with the auditory ledge. In *Ascaphus* van Eeden (1949) has found that the a. orbitalis (a. stapedialis) passes laterally *in front* of the auditory ledge. Among the *Anura*, therefore, the topography of the a. stapedialis is not constant, and this might be the reason why it pierces the "pro-cartilage mass" in *Leiopelma*. Stephenson's theory (1951, p. 226)

that the perforation of the procartilage mass by the a. stapedialis "... indicates that the perforated structure is the 'stapes' or hyomandibula" can therefore not be endorsed.

In the *Urodela*, the columella is not as complex a structure as in the *Anura*; it is composed of two fused parts, a laterally projecting stylus columellae and a medial flattened footplate. The footplate is largely ossified and immovably fused with the anterior cartilaginous margin of the fenestra ovalis. This fusion, according to Kingsbury and Reed (1909) is carried so far in some forms that it results in the more or less complete incorporation of this structure into the wall of the auditory capsule. Although the fusion of the pars interna plectri with the crista praeopercularis in the *Anura* is less extensive than the union between the footplate and the auditory capsule in the *Urodela*, one is nevertheless struck by the similarity between the two conditions. The distal portion of the stylus does not end freely in the urodele larva but is attached to the squamosal by a ligament. In certain forms, however, either before or after metamorphosis, the connexion of the stylus tends to shift to the palatoquadrate, with or without retaining its primary connexion with the squamosal. Further variability exists in that the erstwhile ligamentous connexion with the squamosal may be replaced by an articulation between it and the stylus. It is also found that the secondary attachment to the palatoquadrate may be of a ligamentous or a cartilaginous nature. In some forms, moreover, a special process of the palatoquadrate is developed which may either articulate with the distal portion of the stylus or be synchondrotically fused with it. The possibility that this process of the palatoquadrate is comparable with the pars externa plectri of modern *Anura* deserves serious consideration. In the larval stages of *Bufo angusticeps* the mesenchymatous distal portion of the future pars media plectri is *not attached to the palatoquadrate* but is spread out fan-wise and attached to the crista parotica and the ventro-lateral wall of the auditory capsule. Only late in ontogeny, when the pars externa plectri, a derivative of the processus muscularis palatoquadrati, is formed, can it be said that the pars media is attached to a discrete portion of the palatoquadrate. The secondary attachment of the distal portion of the pars media to a derivative of the palatoquadrate in the *Anura*, and of the distal portion of the stylus to the palatoquadrate proper, or a process of it in the *Urodela* is thus a constant feature of these two orders.

Kingsbury and Reed (1909) state that the anlage of the columella in the *Urodela* appears "... as a group of cells between the otic process of the palatoquadrate, squamosum and ear capsule" (p. 551). They also maintain that these cells and the ceratohyal chondrify out of a common blasteme. They are therefore favourably disposed to the theory, that the columella is a hyoid derivative. Reinbach (1949), however, in reviewing the literature on this subject, points out that several investigators have found the columella to be of capsular origin. This is the case in *Triturus* (Stöhr, 1879, and Litzelmann, 1923), *Salamandra atra* (Fuchs, 1907), *Salamandra maculosa* (Stadtmüller, 1925), *Onychodactylus japonicus* (Okotumi, 1936) and *Pseudosalamandra* (Oomi, 1936). Furthermore Reinbach's own investigations show that the proximal portion of the columella of *Salamandra* and of *Triturus* is of capsular origin. It is clear, therefore, that the bulk of the evidence is against the derivation of the columella from the hyoid arch in the *Urodela*. If the view is accepted that the hyoid arch does not contribute towards the development of the sound-conducting apparatus in either the *Urodela* or the *Anura*, the way is paved for a direct comparison of the sound-conducting apparatus of the *Anura* with that of the *Urodela*. The absence of the pars externa in the latter is probably due to neoteny, an assumption in keeping with the current view that the *Urodela* as a group are neotenic. The absence of the pars externa in them would therefore be a case of arrested development. Another probability is that the pars externa of the *Anura* is a result of specialization, a phenomenon for which they are almost notorious.

In the *Apoda*, owing to the rarity of developmental material, the sound-conducting apparatus, and especially the origin of the different parts, has not been as thoroughly and frequently investigated as in the *Anura* and *Urodela*. Furthermore, as has previously been stated, the apparatus shows further specialization in that the operculum is indistinguishably fused with the columella. As the footplate in the *Apoda* has been homologized with the operculum in the *Urodela* and *Anura*, this discussion will be limited to that of the columella (or stylus) and the anterior portion of the footplate which, it is considered, might well represent the proximal broadened portion of the columella.

Marcus, in tracing the development of the sound-conducting apparatus from very young embryos to the adult form in *Hypo-*

geophis, finds that the anlagen of the columella and of the hyoid arch are continuous. "Man sieht nämlich vom Ohrkapselblastem völlig getrennt durch einen hellen zellarmen Streifen die Stapesanlage in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Hyoidbogen-vorknorpel" (Marcus, 1909, p. 144). According to Peter (1898), however, the anlage of the entire sound-conducting apparatus in young embryos of *Ichthyophis glutinosus* is "... nicht im geringsten von der Ohrkapsel abgegrenzt ..." (p. 18). Later in the development the distal portion of the columella becomes attached to the palatoquadrate by a thin connective tissue membrane. This connexion, as de Jager (1940) has shown, subsequently becomes a cartilaginous one. Only late in the ontogeny does a synovial cavity appear between the distal portion of the columella and the processus columellaris of the palatoquadrate. The quadrato-stapedial articulation is therefore absent in the earlier stages. If Peter's findings are to be accepted it is clear that the columella originates in a similar way and from the same formative material as does the pars interna plectri in the *Anura*. The intimate attachment of the distal portion of the columella to the palatoquadrate is reminiscent of the condition found in many *Urodela*.

In view of the fact that the only investigators who have studied the very first anlage of the columella differ so fundamentally in their interpretations, it is felt that an attempt to homologize the columella of the *Apoda* with that of the *Anura* and the *Urodela* would not serve any useful purpose.

As a result of the discovery, in recent years, of many well-preserved *Labyrinthodontia*, the middle-ear region in this superorder is now known reasonably well. It is probable that a well-developed functional middle-ear with a tympanum was present at a very early stage in their evolution. The sound-conducting apparatus is usually referred to as the "stapes" although it is not universally accepted as being homologous with the stapes of the amniotes. The structure of the "stapes" is known in many forms such as the stereospondyls *Capitosaurus* (Sushkin, 1927), *Benthosuchus* (Bystrow and Efremov, 1940) and *Lydekkerina* (Parrington, 1948) the trematosaur *Lyrocephalus* (Wiman, 1914), the seymouriamorph *Kotlassia* (Bystrow, 1944) and in various *Rhachitomi*. In the latter suborder, accepted as the ancestral form from which the modern *Anura* arose, the details of the structure of the sound-

conducting apparatus are well-known in *Eryops* (Sushkin, 1927 and Sawin, 1941), *Dvinosaurus* (Bystrow, 1938) and in *Edops* (Romer and Witter, 1942). In them it is rodlike and extends from the fenestra ovalis outwards and upwards towards the otic notch and the presumed position of the tympanic membrane. The distal portion of the "stapes" was presumably cartilaginous, and it is assumed that there were processes attaching it to the quadrate or to the hyoid arch. Although direct proof of this is absent, depressions are seen on the quadrate which may well represent articulation surfaces or points of contact between this structure and the distal portion of the "stapes". The perforation of the "stapes" for the a. stapedialis seems to be a constant feature of the *Rhachitomi* and of the *Labyrinthodontia* in general, apparently being absent only in *Dvinosaurus* (Bystrow, 1938). In the latter genus a foramen for the a. stapedialis was described by Sushkin (1927). Bystrow, however, believes that this foramen must have been "made" accidentally when the fossil was cleaned.

In *Edops* (Romer and Witter, 1942) the well-preserved "stapes" conforms to the general structure of the rhachitome sound-conducting apparatus. The main portion of the footplate is essentially oval in contour, but ventrally an additional process is found which, according to the authors, corresponds to the ventral portion of the fenestra ovalis with which it was fused. In *Benthosuchus* Bystrow and Efremov (1940) find a similar process at the base of the stapes. This process may well be indicative of a fusion with the ventral rim of the fenestra ovalis as in *Edops*. The condition in these two genera would therefore be comparable with that in the modern *Anura* where the pars interna plectri is fused with the crista praeopercularis. Also in the *Urodela* the proximal portion of the columella is largely ossified and immovably fused with the anteroventral edge of the fenestra ovalis.

Sushkin (1927) states that the palatoquadrate in the *Rhachitomi* is situated too far laterally from the distal portion of the columella to be attached to it. This condition is caused by the quadrate being shifted laterally, while the columella retains its topographical relations with the parotic crest, but these findings only apply for the bony quadrate and the ossified portion of the columella. However, it is quite possible that these two structures were connected to each other by a cartilaginous distal portion of the columella.

Similarly a portion of the palatoquadrate may have remained cartilaginous and would probably not have become fossilized. In support of this theory it may be mentioned that in *Eryops* Sushkin (1927) himself has stated that the branch of the columella, directed towards the tympanic notch, was probably tipped with cartilage. In *Edops* too the extremity of the bony shaft has a rough appearance, and, according to Romer and Witter (1942) it may have been continued in cartilage. The distal portion of the columella in *Dvinosaurus* is similarly unfinished. Sushkin (1927) maintains that this so-called infrastapedial process in *Dvinosaurus* was probably connected to the ceratohyal by a ligament or by a cartilaginous process. However, Bystrow (1938), who made a very thorough investigation of *Dvinosaurus*, states that this process, which is directed laterally and ventrally, was probably connected by a strong ligamentum paraquadrato-stapediale to the cartilage of the palatoquadrate. This ligament, he states, corresponds to the ligamentum suspensorio-stapediale (Huxley, 1874) and the ligamentum squamoso-stapediale (Kingsbury and Reed, 1909). In a further discussion of the sound-conducting apparatus in *Dvinosaurus*, Bystrow says that, contrary to the belief of Sushkin, it is certain, that this genus, like the modern *Urodela*, did not possess a tympanic membrane. He comes to the conclusion that *Dvinosaurus*, *Palaeoproteus Klatti* (Herre, 1935), *Hylaeobatrachus Croyi* (Dollo, 1884), *Lysorophus tricarinatus* and *Cocytinus gyrinoides* (Cope, 1871) are all neotenic *Labyrinthodontia*.

Sushkin (1927) maintains that in most *Labyrinthodontia* a well-developed tympanic notch is present. In *Eryops* he has further found what he believes to be the vestiges of the attachment of the tympanic membrane to this notch. If it is assumed that the *Labyrinthodontia* possessed a tympanic cavity as well as a tympanum, the general structure of their middle-ear region would not differ so widely from that of the modern *Anura*. The complete absence of the tympanum in the *Urodela*, the *Apoda* and in some *Anura* would therefore not be a primary, but a secondary feature. It would therefore seem probable that the columella of the *Rhachiotomi* is directly comparable with that of the modern *Amphibia* and especially with that of the *Anura*. The theory has already been put forward in this paper, that the proximal portion of the columella of the *Labyrinthodontia* had incorporated into it a cartilaginous footplate homologous to, but smaller than, the oper-

culum of the *Anura* and *Urodela*. The operculum was developed in phylogeny as an adaptation to terrestrial life, a theory first advanced by Kingsbury and Reed (1909) and later elaborated by Versluijs (1924). In the *Labyrinthodontia* it fitted into the fenestra ovalis and would therefore have served as a transmitter of sound waves to the internal ear. Later a ligamentous attachment was established with the quadrate, probably in an effort to facilitate the transmission of sound waves. It must be borne in mind that the limbs in the first tetrapods were very weak, and consequently the body rested on the ground most of the time. The transmission of sound waves would therefore have taken place primarily through the muscles and bones of the body itself. In this regard the abdominal muscles, the pectoral girdle and the suspensorium are of importance. Sound waves probably reached the sacculus viâ the lower jaw, the palatoquadrate, the ligamentous "columella" and the footplate; possibly also viâ the hypaxonic muscles to the auditory capsule itself. With the attachment of the m. opercularis to the operculum and the strengthening of the limbs, sound waves could also pass viâ the pectoral girdle, the suprascapula, the m. opercularis and the operculum to the inner ear. When the body was gradually being raised from the ground sound waves could pass through the front limbs to the inner ear viâ the pectoral girdle, suprascapula and the m. opercularis.

Later in phylogeny the ligamentous connexion between the footplate (operculum) and the quadrate was strengthened by the chondrification and eventual ossification of the ligament itself. Extreme specialization, however, resulted in the formation of a footplate too large for the fenestra ovalis. The large size of the footplate hampered its movement and eventually led to a complete loss of effective mobility. In an effort to overcome this the style became detached and secondarily acquired direct attachment to the membrana fenestrae ovalis.

The a. stapedialis pierces the columella of the *Labyrinthodontia* in the region where it broadens out to form the footplate. This perforated region would be structurally weak, and it is suggested that a break occurred here. This detachment would not only liberate the footplate to become the operculum of the *Anura* and *Urodela*, but would also account for the fact that the a. stapedialis does not pierce the columella in the two modern orders.

Summary

The fenestra ovalis is occluded by a mesenchymatous disk, bounded medially and laterally by membranes which are continuous with the perichondria of the inner and outer surfaces respectively of the capsular cartilage. Later in the ontogeny the ventral rim of the fenestra ovalis shows a narrow dorso-laterally directed ledge lying within the membrana fenestrae ovalis, and continuous with the crista praeopercularis. The ledge referred to above fuses with the crista praeopercularis to form the ventral ledge of the fossa fenestrae ovalis of the adult. The fossa extends from the attachment of the crista praeopercularis to the lateral wall of the auditory capsule, to a short distance beyond the posterior portion of the operculum. The fossa is bounded dorsally by the line of fusion of the operculum with the lateral wall of the auditory capsule and ventrally by the distal border of the ventral ledge. The fenestra ovalis is situated within the posterior region of the fossa fenestrae ovalis.

The anlage of the operculum appears as procartilage located dorso-laterally in the mesenchymatous membrana fenestrae ovalis. The dorsal surface of the operculum becomes synchondrotically fused with the lateral surface of the otic capsule cartilage at the dorsal periphery of the fenestra ovalis. In the adult form the operculum extends posteriorly beyond the hindmost margin of the fenestra ovalis. The tendinous portion of the *m. opercularis*, a derivative of the hypaxonic *m. levator scapulae superior*, is attached to a dorso-laterally projecting ridge on the posterior surface of the operculum. The *m. opercularis* is inserted onto the vertebral border of the cartilago suprascapularis.

The procartilaginous anlage of the pars interna plectri is situated in the anterior portion of the mesenchymatous membrana fenestrae ovalis and is separated from the anterior portion of the operculum by closely packed mesenchyme. Later in the ontogeny the ventral surface of the pars interna becomes synchondrotically fused with the dorsal portion of the crista praeopercularis. Proximal to this fusion the pars interna is rod-shaped, its posterior tip occupying a position medial to the anterior portion of the operculum.

The pars media plectri originates as a mesenchymatous band arising from the distal portion of the pars interna plectri. It follows an antero-dorso-lateral course and ends as sparse mesenchyme attached over a wide area to the crista parotica and to the ventro-

lateral region of the auditory capsule. Later in ontogeny, when the pars externa is formed, the distal portion of the pars media merges imperceptibly into it. During the last phases of ontogeny the pars media ossifies intramembranously. The r. hyomandibularis VII leaves the ganglion prooticum, proceeds in a postero-lateral direction through the cranioquadrate passage, then curves over the pars media and follows a ventral course.

The pars externa plectri is a derivative of the palatoquadrate. It is developed late in ontogeny from the lateral, eroded portion of the pars quadrata palatoquadrati. This eroded portion of the pars quadrata represents the débris of the processus muscularis palatoquadrati, which becomes displaced posteriorly during ontogeny. In the adult the pars externa plectri is ovoid in shape, and its broad lateral surface presses against the tympanum. The processus ascendens partis externae plectri is of palatoquadrate origin. It forms a cartilage strip extending from the ventro-lateral surface of the processus oticus and becomes attached to the pars externa plectri.

The anlage of the annulus tympanicus is indistinguishable from that of the pars externa plectri and is therefore also of palatoquadrate origin. The Eustachian tube is formed relatively late in ontogeny remaining closely applied to the sound-conducting apparatus.

Interpretation of ontogenetic results

It is suggested that the mesenchyme of the membrana fenestrae ovalis represents dedifferentiated capsular cartilage and that the medial and lateral membranes of this disk represent the perichondrial membranes of the erstwhile solid wall of the auditory capsule. There is a possibility that elements of parachordal origin participate in the formation of the ventral border of the fenestra ovalis and that a portion of it is similarly dedifferentiated and incorporated into the membrana fenestrae ovalis.

The operculum has apparently developed as an adaptation to terrestrial life, the footplate of the *Apoda* being probably homologous with the operculum of the *Anura* and of the *Urodela*. The apparent absence of the operculum in the *Labyrinthodontia* is presumably due to the circumstance that this element remained cartilaginous and was not fossilized.

The absence of the pars externa in the *Urodela* and in the *Apoda* is most probably a secondary feature. The special process of the palatoquadrate articulating with or synchondrotically fused with the distal portion of the stylus in the *Urodela*, is probably homologous with the pars externa of the *Anura*. The complete absence of a tympanum and of the annulus tympanicus in the *Urodela*, the *Apoda* and some *Anura* is most likely secondary. The view is put forward that the sound-conducting apparatus of the *Rhachitomi* is directly comparable with that of the modern *Amphibia*.

Bibliography

- *Broman, I.: Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Arb. Anat. Inst., Wiesbaden, Bd. 11 (1899). — *Bryant, W. L.: On the structure of Eusthenopteron. Bull. Buffalo Soc. nat. Sci., vol. 13 (1919). — Bystrow, A. P.: Dvinosaurus als neotenische Form der Stegocephalen. Acta zool. Stockh., 19: 209 (1938). — Bystrow, A. P.: Kotlassia prima Amalitzky. Bull. Geol. Soc. Amer., 55: 379 (1944). — Bystrow, A. P., and Efremov, J. A.: Benthosuchus sushkini Efr. — A labyrinthodont from the Eotriassic of Sharjenga River. Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. URSS, 10: 1 (1940). — *Cope, E. D.: Supplement to the Synopsis of the Extinct Batrachia and Reptilia of North America. Proc. Amer. phil. Soc., vol. 12 (1871). — de Beer, G. R.: Studies on the Vertebrate Head. Part 1. Fish. Quart. J. micr. Sci., 68: 287 (1924). — de Beer, G. R.: The Early Development of the Chondocranium of Salmo fario. Quart. J. micr. Sci., 71: 259 (1927). — de Beer, G. R.: The Development of the Vertebrate skull. Oxford Univ. Press, London (1937). — de Jager, E. F. J.: Contributions to the cranial anatomy of the Gymnophiona. Further points regarding the cranial anatomy of the genus Dermophis. Anat. Anz., 88: 193 (1939). — de Jager, E. F. J.: (not published) Cranial morphology of the Gymnophiona. Thesis presented for degree of Doctor of Science. University of Stellenbosch (1940). — de Villiers, C. G. S.: The development of a Species of Arthroleptella from Jonkershoek, Stellenbosch. S. Afr. J. Sci., 26: 481 (1929). — de Villiers, C. G. S.: Some features of the cranial anatomy of Hemisus marmoratus. Anat. Anz., 71: 305 (1931). — de Villiers, C. G. S.: Über das Gehörskelett der aglossen Anuren. Anat. Anz., 74: 33 (1932). — de Villiers, C. G. S.: Studies of the Cranial Anatomy of Ascapus truei Stejneger, the American "Liopelmid". Bull. Mus. comp. Zool. Harv., 77: 3 (1934). — de Villiers, C. G. S.: Some points in the anatomy of Microbatrachella capensis Hewitt, and their bearing upon the question of phylogenetic neoteny. S. Afr. J. Sci., 31: 406 (1934). — de Villiers, C. G. S.: A comparison of some cranial features of the East african Gymnophiones Boulengerula boulengeri, Tornier and Scolecomorphus ulugurensis Boulenger. Anat. Anz., 86: 1 (1938). — *Dollo, J.: Notes sur les Batraciens de Bernissart. Bull. Mus. Hist. nat. Belg., vol. 3 (1884). — *Drooghever Fortuyn, A. B.: Verklebung von Leberzellbalken in Säugetieren. Bijdragen tot de Dierkunde, 22: 13 (1922). — du Toit, C. A.: The cranial morphology

- of *Crinia georgiana* Tschudi (Cystignathidae, Amphibia). Proc. zool. Soc. Lond., p. 119 (1934). — Eiselt, J.: Der Musculus opercularis und die mittlere Ohrsphäre der anuren Amphibien. Arch. Naturgesch., **10**: 179 (1941). — Evans, G.: The morphological status of the modern Amphibia among the Tetrapoda. J. Morph., **74**: 43 (1944). — Fuchs, H.: Über die Entwicklung des Operculums der Urodelen und des Distelidiums ("Columella" auris) einiger Reptilien. Verh. anat. Ges. Jena, **21**: 8 (1907). — Gadow, H.: On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homology of the auditory ossicles. Philos. Trans., **179**: 451 (1888). — Gaupp, E.: Beiträge zur Morphologie des Schädels 1. : Primordial-Cranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. Morphologische Arbeiten. Herausgegeben von Dr. G. Schwalbe, Zweiter Band, Zweites Heft, p. 275 (1893). — Gaupp, E.: Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparates bei den Wirbeltieren. Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., p. 989 (1898). — Gaupp, E.: Die Entwicklung des Kopfskelettes. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exp. Entw. der Wirb., Jena, **3**: 573 (1906). — Gazagnaire, C.: Origine de L'Oreille Moyenne chez *Rana temporaria*. Comptes rendus des séances de la Société de biologie, **110**: 1076 (1932). — Gregory, W. K.: Evolution emerging. MacMillan and Company (1951). — Hasse, C.: Das Gehörorgan der Frösche. Z. wiss. Zool., **18**: 1 (1868). — Herre, W.: Die Schwanzlurche des Mitteleocänen Braulohlen des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluß der fossilen Formen. Zoologica, Bd. 33 (1935). — Homgren, N.: On the origin of the Tetrapod limb. Acta zool., **14**: 185 (1933). — Huxley, T. H.: Note on the Development of the Columella auris in the Amphibia. Nature, Lond., vol. **11** (1875). — Jarvik, E. On the Structure of the Snout of Crossopterygians and Lower Gnathostomes in General. Zool. Bidrag, Uppsala, **21**: 235 (1942). — Jarvik, E.: On the visceral skeleton in Eusthenopteron with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. K. svenska vetensk Akad. Handl., **5**: 1 (1954). — Kingsbury, B. F., and Reed, H. D.: The Columella Auris in Amphibia. J. Morph., **20**: 549 (1909). — Kruijtzter, E. M.: De Ontwikkeling van het Chondrocranium en enkele Kopzenuwen van *Megalophrys montana*. Proefschrift, Leiden (1931). — Litzelmann, E.: Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Visceralapparat der Amphibien. Z. ges. Anat. 1. Z. Anat. EntwGesch., **67**: 457 (1923). — Luther, A.: Entwicklungsmechanische Untersuchungen am Labyrinth einiger Anuren. Soc. Scient. Fenn., Comm. Biol., **11**: 1 (1924). — Marcus, H.: Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. 111. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Morph. Jb., **40**: 105 (1909). — Marcus, H., Stimmelmayer, E., und Porsch, G.: Die Ossifikation des Hypogeophisschädels. Beitrag zur Kenntnis der Gymnophionen 25. Morph. Jb., **76**: 375 (1935). — McLachlan, P.: The cranial and visceral osteology of the Neotropical Anuran *Brachycephalus ephippium* Spix. S. Afr. J. Sci., **40**: 164 (1943). — Miyawaki, S.: Die Entwicklung der Ohrkapsel und des schalleitenden Apparates von *Hyla arborea japonica*. Folia anat. japon. **8**: 1 (1929). — Nieden, F.: Anura 1. Das Tierreich (1923). — Okutomi, K.: Die Entwicklung des Chondrocraniums von *Polypedates buergeri schlegelii*. Z. Anat. EntwGesch., **107**: 28 (1937). — Parker, W. K.: On the Structure and Development of the Skull of the Com-

mon Frog. Philos. Trans., **173**: 137 (1870). — Parker, H. W.: A Monograph of the Frogs of the Family Microhylidae. British Museum (1934). — Parrington, F. R.: Labyrinthodonts from South Africa. Proc. zool. Soc. Lond., **118**: 426 (1948). — Pehrson, T.: Some points in the cranial Development of Teleostomian Fishes. Acta zool., **3**: 1 (1922). — Pentz, K.: The Cranial Morphology of the Neotropical Microhylid (Anura) *Elachistocleis ovalis* (Schneider). S. Afr. J. Sci., **39**: 182 (1943). — Peter, K.: Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*. Morphol. Jb., **15**: 5 (1898). — Pusey, H. K.: Structural Changes in the Anuran Mandibular Arch during Metamorphosis, with reference to *Rana temporaria*. Quart. J. micr. Sci., **80**: 479 (1938). — *Reichert, C. B.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg (1838). — Reinbach, W.: Über den schalleitenden Apparat der Amphibien und Reptilien. Z. Anat. EntwGesch., **114**: 611 (1949). — Romer, A. S.: The braincase of the Carboniferous crossopterygian *Megalichthys nitidus*. Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **82**: 1 (1937). — Romer, A. S.: Notes on the Crossopterygian Hyomandibular and Braincase. J. Morph., **69**: 141 (1941). — Romer, A. S.: Review of the Labyrinthodontia. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., **99**: 1 (1947). — Romer, A. S., and Witter, R. V.: Edops, a primitive rhachitomous amphibian from the Texas Red Beds. J. Geol., **50**: 925 (1942). — Salvadori, G.: Origine E sviluppo della columella auris negli anfibi Anuri. Morphologia E Biologia Animale, **1**: 379 (1928). — Säve-Söderbergh, G.: On the Morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen, and the interpretation of the Endocranium in the Labyrinthodontia. K. svenska vetensk Akad. Handl., **16**: 1 (1936). — *Sawin, H. J.: The cranial anatomy of *Eryops megacephalus*. Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **88**: 407 (1941). — Schmalhausen, J. J.: Der Suspensorialapparat der Fische und das Problem der Gehörknöchelchen. Anat. Anz., **56**: 534 (1923). — Sedgewick, A.: A Students Textbook of Zoology. G. Allen and Unwin (1909). — Sewertzoff, A. N.: The Head Skeleton and Muscles of *Acipenser ruthenus*. Acta zool. Stockh., **9**: 193 (1928). — Stadtmüller, F.: Studien am Urodelschädel. II. Nachweis eines Basisoccipitale bei einem rezenten Amphibium (*Triton alpestris*). Z. Anat. EntwGesch., **90**: 144 (1925). — Stadtmüller, F.: Über eine Cartilago paraarticularis am Kopfskelet von Bombinator und die Schmalhausensche Theorie zum Problem der Gehörknöchelchen. Z. Anat. EntwGesch., **94**: 792 (1931). — Stephenson, N. G.: On the development of *Leiopelma*. Ph. D. thesis, University of London (1948–49). — Stephenson, N. G.: On the Development of the Chondrocranium and Visceral Arches of *Leiopelma archeyi*. Trans. zool. Soc. Lond., **27**: 203 (1951). — Stöhr, P.: Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelschädels. Z. wiss. Zool., **33**: 477 (1879). — Sushkin, P. P.: On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain-case in the early Tetrapoda. Paläont. Z., **8**: 263 (1927). — *Traquair, R. H.: The cranial osteology of *Rhizodopsis*. Trans. Roy. Soc. Edinb., **30**: 167 (1881). — van Eeden, J. A.: The Development of the Chondrocranium of *Ascaphus truei* Stejneger with special Reference to the Relations of the Palatoquadrate to the Neurocranium. Acta zool., **32**: 41 (1949). — Veit, O.: Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. I. Die Ent-

wicklung des Primordialkraniums von *Lepidosteus osseus*. Anat. Hefte, **44**: 93 (1911). — Versluijs, J.: Zur Entwicklung der Columella auris bei den Lacertilien. Ein Beitrag zur Kenntnis des schalleitenden Apparates und des Zungenbeinbogens bei den Sauropsiden. Zool. Jb., **19**: 107 (1903). — Versluijs, J.: Leerboek der vergelijkende ontleedkunde van de Vertebrata (1924). — Wagner, D. S.: The structure of the inner ear in relation to the reduction of the middle ear in the Liopelmidae (Noble). Acta zool., **79**: 20 (1934). — Watson, D. M. S.: The Evolution and Origin of the Amphibia. Philos. Trans. **214**: 189 (1926). — *Watson, D. M. S., and Day, H.: Notes on some Paleozoic Fishes. Manchester Memoirs, **60**: 1 (1916). White, T. E.: Osteology of *Seymouria baylorensis* Broili. Bull. Mus. comp. Zool. Harv., **83**: 325. — Wiman, C.: Über das Hinterhaupt der Labyrinthodonten. Bull. geol. Instn. Univ. Upsala, **12**: 1 (1914). —

* Not seen in the original.

*Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Abteilung für Tumor-
forschung und experimentelle Pathologie
(Leiter: Prof. Dr. W. Tönnis)*

Die Entwicklung des Subfornikalen Organes beim Menschen

Von

Rembert Watermann

Mit 2 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 8. 2. 56)

Das Subfornikale Organ ist ein etwa stecknadelkopfgroßes Gebilde, das sich an der Ventrikelseite des Fornix halbkugelig in das Cavum interventrikulare (Monroi) vorwölbt. Es wurde von Spiegel (1918) entdeckt. Auf Grund seiner topographischen Lage bei den Säugetieren gab ihm Pines (1926) den Namen „Subfornikales Organ“. Bei vergleichend anatomischen Untersuchungen fand man eine homologe Zellgruppe bei Fischen, Amphibien und Säuropsiden (Pines und Scheftel 1929; Legait 1942).

Bei erwachsenen Säugetieren und Menschen hebt sich das Subfornikale Organ vom Fornix und vom Plexus chorioideus durch seinen eigentümlichen Aufbau deutlich ab. Es besteht aus Parenchymzellen und Gliazellen und wird von einer Ependymschicht bedeckt, die bei den einzelnen Species verschiedengestaltig ist. Im lockermaschigen Grundgewebe liegt ein dichtes Kapillarnetz, zu dem zahlreiche Fibrillen, wahrscheinlich Neurofibrillen, in enger Beziehung stehen. Bei den meisten Säugetieren finden sich im Organgewebe größere flüssigkeitshaltige Hohlräume, die durch das Ependym in den Ventrikel durchbrechen können (Lit. s. Bargmann 1943 und Watermann 1955).

Über die Entwicklung des Subfornikalen Organes wurde bereits von einigen Autoren berichtet. Pines und Scheftel verfolgten zum erstenmal die Entwicklung dieser Zellgruppe im Wirbeltierstamm. Cohrs und Knobloch (1936) haben die embryonale und postembryonale Entwicklung beim Hausschwein beschrieben. Dannheimer (1939), Scevola (1941) und Legait (1942) beobachteten im Rahmen ihrer morphologischen Untersuchungen am Subfornikalen Organ auch seine Entwicklung beim Menschen. Während sich die Darstellung dieser Autoren mit einer Beschreibung des Organes bei Föten von 6,5 cm SS bis zur Geburt befaßt, wird im Folgenden seine Entwicklung im Zusammenhang mit der Ausbildung des Fornix und des Plexus chorioideus beschrieben.

Es wurden die Gehirne von 15 Föten untersucht, von denen der kleinste eine Scheitelsteißlänge (SS) von 2,8 cm und der größte eine Gesamtlänge von 35 cm hatte. Außerdem wurde das Subfornikale Organ von zwei Früh- und zwei Neugeborenen, von einem vier Monate und von einem fünf Monate alten Säugling sowie von einem zwei Jahre alten Kind, das an Keuchhusten starb, untersucht.¹

Die Fixierung erfolgte in Susa oder Formalin (1:4). Nach der üblichen Paraffineinbettung wurden frontale und sagittale Serienschritte von 7 bis 10 μ Dicke hergestellt. Die Präparate wurden mit Azan (Heidenhain), mit der Markscheidenfärbung nach Heidenhain-Wölcke sowie mit Haematein-Erythrosin und mit Kresylviolett gefärbt.

Von den untersuchten Föten wählte ich für diese Beschreibung nur die aus, an denen man jeweils einen neuen bedeutenden Schritt in der Weiterentwicklung feststellen konnte.

Bei einem Föten von etwa 6,5 cm (SS) erkennt man in der Commissurenplatte ungefähr einen Millimeter dorsal von der zu dieser Zeit bereits vorhandenen Commissura anterior die Knospe des späteren Balkenwulstes, deren Fasermasse vom Ependym weg in rostradorsale Richtung drängt. Dabei sprengt sie die Commissurenplatte in zwei Teile auseinander, von denen der eine dorso-ventrikelwärts liegenbleibt. Dieser Commissurenplattenrest erstreckt sich bis zu den Plexusknospen und zu dem vorderen Ansatz der Tela chorioidea hin. Sein bedeckendes Ependym unterscheidet sich von der übrigen Ependymwand durch seine größere Dicke. Sein Zellbild entspricht dem der größeren anderen Hälfte der Commissurenplatte (Abb. 1a und 1b).

¹ Für die Überlassung der Föten und des Sektionsmaterials sei an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Nürnberger (ehem. Direktor der Univ. Frauenklinik Köln) und Herrn Prof. Dr. Leupold (Direktor des Patholog. Institut der Univ. Köln) besonders gedankt.

Diesen abgetrennten Teil, der wohl das primitive Subfornikale Organ darstellt, findet man bei den Föten von 8 cm, 8,4 cm und 8,8 cm (SS) wieder. Er ist hier zu einem dreieckigen Feld umgeformt, das sich zwischen dem unteren Rand des Balkenwulstes zwischen der Ventrikelwand und dem Plexusbindegewebe erstreckt. Dieses Gebiet, das etwa 3 mm von der vorderen Commissur entfernt liegt, hebt sich durch seinen größeren Zellreichtum von dem zellarmen



Abb. 1a. Übersicht über die Lageverhältnisse von Commissurenplatte, Anlage des Balkenwulstes (Pfeil) und Plexusknospen zueinander. Fix. Form. Färb. H.-E. Vergr. 1:40.

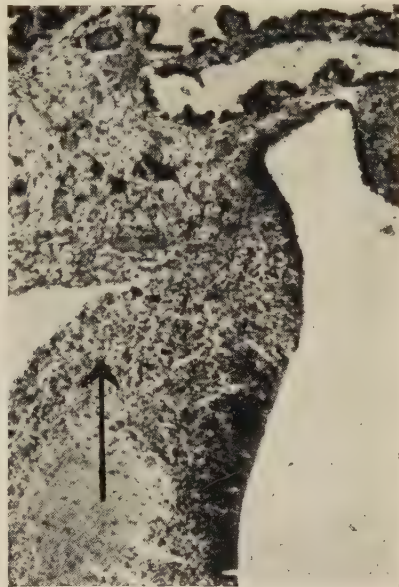


Abb. 1b. Oberer Abschnitt der Commissurenplatte mit Anlage des Balkenwulstes und vorderer Ansatz des Plexus chorioideus. Der Pfeil zeigt die Wachstumsrichtung des Balkenwulstes an. Föt von etwa 6,5 cm Länge. Fix. Form. Färb. H.-E. Vergr. 1:75.

Commissurengewebe ab. Der inzwischen stark vergrößerte Balkenwulst drängt in dorsocaudaler Richtung vor. Bei dem Föten von 8 cm nähert er sich bereits bis auf eine kurze Entfernung dem vorderen Ansatz des Plexus chorioideus, bei dem 8,4 cm langen Föten erreicht er diesen und bei dem 8,8 cm langen Föten ist er über den Ansatz hinweggewachsen (Abb. 2). In dieser dreieckigen Organanlage findet sich ein engmaschiges Fasergrundgewebe, in dem zweierlei Zellarten liegen, die sich vor allem durch das Aussehen ihrer Kerne unterscheiden. Einmal fallen große, runde helle Kerne

auf, deren Membran gut zu erkennen ist. Zwischen diesen findet man etwa in der gleichen Anzahl kleinere, runde dunkelgefärbte.

Die dreieckige Zone wird gegen das Bindegewebe des Plexus chorioideus durch eine feine deutlich erkennbare Gliafasermembran abgegrenzt. Hier findet sich manchmal ein artefizieller Spalt, der die verschiedenen Gewebe voneinander trennt. An wenigen Stellen wird diese Grenzmembran von Gefäßen durchbrochen, die anschließend in die primitive Organanlage vordringen und sich dort in ein Kapillarnetz aufteilen. Diese von oral herkommenden



Abb. 2. Die Anlage des Subfornikalen Organes (S. O.) bei einem Föten von 8,8 cm SS. Der Pfeil deutet die Wachstumsrichtung des Balkenwulstes an. Fix. Form. Farb. H.-E. Vergr. 1 : 75.

Arterien werden mitsamt dem angrenzenden Bindegewebe der Tela chorioidea durch den Wachstumsdruck des Balkenwulstes bogenförmig nach dorsocaudalwärts abgedrängt. Sie grenzen dabei auf eine kurze Strecke das ektodermale Gewebe der Commissurenplatte von dem mesodermalen der Tela chorioidea ab, ehe sie ganz in das Organ eintreten. In der Ventrikelwand erkennt man zwei verschiedene Ependymabschnitte. Der caudale besteht aus einer zellarmen Fasermembran, der orale dagegen aus einem Ependymstreifen, der aus etwa fünf Zellreihen gebildet wird. In diesem

Bereiche zeigt das Ependym vereinzelt leicht kegelförmige Einsenkungen, aus denen sich viele Zellen absondern. Sie nehmen außerhalb dieses Streifens eine leicht spindelige Form an. Aus der Entwicklungsreihe läßt sich schließen, daß sie auf die Zellansammlung in der Dreiecksmittle zustreben und sich mit ihrem Längsdurchmesser in diese Richtung einstellen. Die Ependymschicht grenzt an den Ventrikel mit einem Plasmasaum, der keine Flimmerhärchen trägt. Auf der weiter ventral liegenden anderen Hälfte der Commissurenplatte wird der Ependymüberzug wieder dünner. An der Grenze zwischen Organanlage und erster Plexusfalte stellt man eine kurze Epithelübergangszone aus vielreihig angeordneten, länglich hellkernigen Zellen fest. Dann folgt das Plexusepithel. Während bei den Föten von etwa 8 cm die Zelldichte in der Anlage noch gering ist, findet man bei dem Föten von 8,8 cm schon eine starke Zellanreicherung.

Bereits kurze Zeit später, nämlich bei den Föten von 10 und 11 cm (SS), ist die Organanlage auffallend weiterentwickelt. Etwa 0,5 cm oberhalb der vorderen Commissur findet man wieder die dreieckige Organanlage, die hier bereits vom Fornix überwachsen ist. Dieser hat die Zellansammlung bei seinem Vordrängen nach caudal abgekippt, wodurch sie zum Teil unter den Plexus chorioideus zu liegen kommt. Dabei hat er gleichzeitig das primitive Organ in den Ventrikel fortgedrängt, das auf diese Weise seine halbkugelig vorgewölbte Form erhält und dessen Basis der Fornixcommissur anliegt, während die orale Oberfläche frei an den Ventrikel grenzt und die caudale vom Plexus bedeckt wird. Im histologischen Aufbau hat sich jedoch nichts Wesentliches geändert.

Verfolgt man die Ventrikelwand von der vorderen Commissur bis zum Organrand, so sieht man etwa zwei bis drei Reihen dicht gedrängter Zellen, die bereits Flimmerhärchen tragen. Die Organdecke ist dagegen doppelt so dick und besteht durchschnittlich aus fünf Reihen dicht gedrängter Zellen, die keine Flimmerhärchen haben. Am Plexusansatz findet sich wieder die bereits beschriebene Übergangszone zwischen Ependym und Plexusepithel.

Auf der caudalen Organoberfläche liegt der Plexus, dessen Bindegewebsfasern sich schon deutlich durch die Färbung von den Gliafasern unterscheiden. An der Grenze zwischen Organ- und Plexusgewebe verlaufen zahlreiche Gefäße, die sowohl nach dem Subfornikalen Organ als auch nach dem Plexus Seitenzweige abgeben und sich dann bald in Kapillargeflechte aufteilen. Der Fornix über

dem Subfornikalen Organ besteht aus einer breiteren Lage von Quercommissurenfasern und aus einigen dünneren Längsfaserbündeln. Darüber breitet sich das hier schon mächtig entwickelte Cavum septi pellucidi aus, das bei den Föten von etwa 8 cm Länge zum erstenmal als kleine Hohlrumbildung sichtbar wird.

Bei den folgenden Föten von 14 cm, 19 cm, 22 cm und 24 cm (SS) hat das Subfornikale Organ seine äußere endgültige Form erreicht. Das Ependym zeigt nicht mehr die Breite, die es bei den vorher beschriebenen Föten hatte. Die Zellzahl im Organ hat weiterhin zugenommen, ihr Differenzierungsgrad sich jedoch nicht verändert.

Das Cavum septi pellucidi nimmt nun den ganzen Raum zwischen den beiden Fornixsäulen ein und läßt nur eine schmale Verbindungsbrücke übrig, die aus Ependym und einigen Querfaserzügen besteht und der das Subfornikale Organ anliegt. Bei unvorsichtiger Präparation kann sie leicht einreißen.

Weiterhin wurden die Gehirne von zwei etwa 35 cm langen noch nicht lebensfähigen Frühgeburten untersucht. Das Subfornikale Organ zeigte auch hier im histologischen Bild und in der äußeren Form keinen wesentlichen Fortschritt. Nur der Aufbau des Organepithels hatte sich geändert. Es ist hier einschichtig und endothelartig dünn geworden, wodurch es dem bei Erwachsenen gleicht. Man stellt bei diesen Frühgeburten einen sprunghaften Übergang vom Organepithel zum mehrreihigen Ependym der angrenzenden Ventrikelwand fest.

Bei der nun folgenden Beschreibung des histologischen Bildes des Subfornikalen Organes der reifen Neugeborenen, der Säuglinge und des zwei Jahre alten Kindes ist zu berücksichtigen, daß die Gehirne erst bei der nach einem Tage durchgeführten Sektion zur Fixierung gelangten und dadurch bereits postmortale Veränderungen aufgetreten sein können.

Der Gewebsaufbau zeigt hier eine mit zunehmendem Alter stärker werdende Differenzierung. Das Grundgewebe wird grobmaschiger, der Kapillarreichtum nimmt zu und die einzelnen Zellelemente werden deutlicher unterscheidbar. Man kann die Parenchymzellen von den Gliazellen abtrennen. Die ersteren zeigen runde helle Kerne mit einem zentralen Nucleolus, feinen Chromatinbröckeln und einer deutlichen Kernmembran. Häufig ist neben dem Nucleolus noch ein stäbchenförmiges Gebilde zu sehen. Man findet um die Kernmembran oft einen schmalen basophilen Cytoplasmasaum, der vereinzelt polar ausgezogen ist. Die Gliaelemente

setzen sich aus größeren ovalen hellkernigen und kleineren runden dunkelkernigen Zellen zusammen, die kein erkennbares Cytoplasma haben.

Wie die Beschreibung der Befunde zeigt, wird das Subfornikale Organ in dem oberen Teil der Commissurenplatte angelegt, der unter dem vorderen Ansatz des Zwischenhirndaches liegt und durch die Entwicklung des Balkenwulstes von der übrigen Commissurenplatte abgetrennt wird. Die grobe Ausformung des Organes vollzieht sich in einer relativ kurzen Zeit, die von der Anlage des Subfornikalen Organes mit dem Beginn der Absprengung des Commissurendreieckes bei einem etwa 6,5 cm langen Föten bis zur fertigen äußeren Form bei einem Föten von etwa 11 cm Länge reicht. Von da ab scheint eine Stase in der Entwicklung einzutreten, die erst nach der Geburt von der endgültigen histologischen Differenzierung abgelöst wird.

Bei der Darstellung der Commissurenentwicklung finden sich in der Literatur noch folgende von den Autoren nicht weiter beachtete Befunde. Johnston (1913) beschreibt die Entwicklung eines „Nodus marginalis“ im Zusammenhang mit der Ausbildung des Commissurensystems bei der Ratte und bei der Fledermaus, das dort liegt, wo die Commissurenplatte mit ihrem hinteren Rande am Plexus ansetzt. Es entspricht damit dem Subfornikalen Organ. Dieses Randknötchen steht zunächst in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Zellmassen oberhalb des Recessus neuroporicus, verliert ihn aber weitgehend durch die Ausbildung der Commissura hippocampi und der Fornixsäulen. Es wird so als einzeln liegender Nucleus marginalis vom Primordium hippocampi und anderen Kerngruppen abgetrennt. Hochstetter (1919) beschrieb die erste Organanlage als dreieckiges in der Wand des Cavum Monroi zwischen den Fornixhälften liegendes Feld, das er bei je einem menschlichen Föten von 7,5 cm (SS) und 12 cm (SS) gefunden hatte. Er verfolgte jedoch nicht seine Weiterentwicklung zum Subfornikalen Organ.

Auch Cohrs und Knobloch haben bei ihrer Untersuchung am Hausschwein feststellen können, daß das Organ in dem an der Ventrikelseite des Balkenwulstes liegenden Commissurenplattenrest entsteht, und zwar erstmalig bei einem Föten von 64 mm, was durch eine beginnende Zellauflockerung in der sonst dichten Zellmasse auffällt.

Das Subfornikale Organ der Säugetiere hat bei den niederen Wirbeltieren eine homologe Zellgruppe, die in der Pars foraminalis

septi unter dem Ependym liegt (Pines und Scheftel sowie Legait). An der gleichen Stelle wird es auch beim Menschen angelegt. Hier wird es vom Fornix überwachsen, zu dem es jedoch keinen direkten funktionellen Kontakt erhält. Es steht lediglich durch einige Kapillaren und durch wenige in das Organ einziehende markhaltige Nervenfasern mit ihm in Verbindung. Die Hauptblutversorgung des Organes erfolgt beim Menschen über die Arteriae chorioideae des ersten, zweiten und besonders des dritten Ventrikels, die an der Berührungsstelle der drei Plexus im Foramen interventrikuläre miteinander anastomosieren. Bei den fornixlosen niederen Wirbeltieren erfolgt die Blutversorgung von einigen Ästen der Arteria cerebri anterior aus. Diese gleiche Verbindung ist auch noch bei den menschlichen Föten unter 8 cm (SS) vorhanden. Mit Auswachsen des Balkenwulstes werden die vorderen Gefäßverbindungen so weit abgedrängt, daß zum Schluß die hinteren überwiegen und lediglich wenige Verbindungen zu den Kapillaren des Fornix hin übrigbleiben, der von der Arteria cerebri anterior versorgt wird.

Wie die Befunde zeigen, setzt die endgültige histologische Differenzierung im Subfornikalen Organ erst nach der Geburt ein. Dieses entspricht der Mitteilung von Cohrs und Knobloch, die eine strukturelle Ausreifung von Parenchym und Stroma beim Schwein in der Zeit von der Geburt bis etwa zum vierten Monat beobachteten. Ähnliche Ergebnisse habe ich bei Untersuchungen an Föten und Neugeborenen von Kaninchen und Katzen erhalten (Watermann 1955). Hier lassen sich die für das differenzierte Organ so charakteristischen lockeren Maschen des Gliafasergrundgewebes und die etwa einige Deka μ großen Flüssigkeit enthaltenden „Hohlräume“ sowie die fertigen Parenchymzellen erst nach der Geburt feststellen.

Auf Grund der morphologischen Befunde kann also auch erst zu dieser Zeit die spezifische Tätigkeit des Subfornikalen Organes einsetzen, über die jedoch noch keine endgültige Klarheit besteht. So vermuten Cohrs und Knobloch eine Funktion im Sinne einer Kontrollierung des Liquordruckes, die nach dem eben Gesagten also nach der Geburt einsetzen würde. Demnach wäre eine genaue Überwachung des Hirnwasserdruckes während des intrauterinen Lebens im Fruchtwasser von seiten des Organes aus nicht erforderlich. Es ist denkbar, daß eine solche Kontrolle erst zu dem Zeitpunkt notwendig wird, an dem durch die Festigung der Schädeldecke die Verformbarkeit des fetalen Hirnschädels verlorengeht.

Zusammenfassung

Es wurden die Gehirne von 15 Föten, von 2 Frühgeborenen, 2 Neugeborenen, 2 Säuglingen und einem 2 Jahre alten Kind untersucht.

Das Subfornikale Organ entsteht durch Auswanderung von Zellen aus dem Ependym. Es entwickelt sich im dorsalen Teil der Commissurenplatte, der durch das Vordringen des Balkenwulstes abgesprengt wird. Bei der Überwachsung durch den Fornix wird das Subfornikale Organ in den Ventrikel vorgewölbt. Ein Teil des Organes wird unter den Plexus chorioideus gedrückt. Dabei werden die zunächst von rostral an die Organanlage heranziehenden Gefäße so weit abgedrängt, daß nach abgeschlossener Entwicklung nur noch kapilläre Verbindungen zum Fornix hin vorhanden sind. Die Blutversorgung erfolgt dann von den zwischen Fornix und Plexus heranziehenden Gefäßen.

Erst nach der Geburt erfolgt die histologische Differenzierung in Parenchym- und Gliazellen.

Schrifttum

Bargmann, W.: Die Epiphysis cerebri. Hdb. d. mikr. Anat. d. Menschen VI/4. Berlin, Springer Verlag (1943). — Cohrs und Knobloch, D. v.: Das Subfornikale Organ in seiner embryonalen und postembryonalen Entwicklung beim Hausschwein. Zschr. Anat. u. Entw. **105** (1936) 491. — Hochstetter, F.: Beitr. z. Entw. des menschl. Gehirns. T. 1, Deuticke. Leipzig (1919). — Johnston, J. B.: The Morphology of the Septum, Hippocampus and Pallial Commissures in Reptiles and Mammals. Journ. Comp. Neur. **23** (1913) 371. — Legait, E.: Les Organes Ependymaires du troisième ventricule. Thèse. Faculté de Nancy (1942). — Watermann, R.: Zur Morphologie des Subfornikalen Organes. Diss. Köln (1955). — Watermann, R.: Über das Vorkommen von interstitiellen Vakuolen im Subfornikalen Organ. Zur Zeit im Druck (D. Z. Nervenheilk.).

Die Muskulatur und die Funktion des Schultergürtels und der Vorderextremität des Orang-Utans

Von

Margarete Kallner¹

Mit 39 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 25. 2. 56)

Inhaltsverzeichnis

Einleitung	556
A. Besprechung der einzelnen Muskeln	
I. Muskeln des Stammes	
Erste Gruppe: Rückenmuskeln	
M. trapezius	558
M. omo-cervicalis	561
M. latissimus dorsi	563
M. rhomboides	566
M. levator scapulae.....	570
Zweite Gruppe: Armmuskeln der Brust	
M. pectoralis maior	571
M. pectoralis minor	578
M. subclavius	579
Ligamentum costocoracoideum	579
M. sternoclavicularis	580
M. serratus lateralis	581
Dritte Gruppe: Muskeln des Halses	
Platysma	582
M. sternocleidomastoideus	583
M. sternohyoideus	586
M. omohyoideus	586

¹ Herrn Prof. W. Marinelli bin ich für die Überlassung des Arbeitsplatzes und für wertvolle Anregungen zu großem Dank verpflichtet. Herrn Doz. Dr. H. Hofer danke ich für die Stellung des Themas und die ersten Anleitungen zu dieser Untersuchung.

II. Muskeln der Vorderextremität

Erste Gruppe: Muskeln der Schultergegend

M. deltoides	587
M. supra spinam	589
M. infra spinam	590
M. teres minor	591
M. teres maior	592
M. subscapularis	593

Zweite Gruppe: Muskeln des Oberarmes

a) Vordere Gruppe: Flexoren

M. biceps brachii	594
M. brachialis	595
M. coracobrachialis	597

b) Hintere Gruppe: Flexoren

M. triceps	600
M. anconaeus sextus	600
M. latissimo-tricipitalis	604

Dritte Gruppe: Muskeln des Vorderarmes

a) Vordere Gruppe: Flexoren

1. Oberflächliche Schichte

M. pronator teres	607
M. flexor carpi radialis	609
M. palmaris longus	610
M. flexor digitorum superficialis	612
M. flexor carpi ulnaris	615

2. Tiefe Schichte

M. flexor pollicis longus	616
M. flexor digitorum profundus	618
M. pronator quadratus	620

b) Hintere Gruppe: Extensoren

1. Oberflächliche Schichte

M. brachioradialis	621
M. extensor carpi radialis longus	622
M. extensor carpi radialis brevis	623
M. extensor digitorum communis	624
M. extensor digiti quinti proprius	626
M. extensor carpi ulnaris	628

2. Tiefe Schichte

M. abductor pollicis longus	629
M. extensor pollicis brevis	631
M. extensor pollicis longus	632
M. extensor indicis proprius	633
M. supinator	635

Vierte Gruppe: Muskeln der Hand

a) Muskeln des Daumenballens oder des Thenar	
M. abductor pollicis brevis	636
M. flexor pollicis brevis	638
M. opponens pollicis	639
M. adductor pollicis	639
b) Muskeln des Kleinfingerballens	
M. palmaris brevis	641
M. abductor digiti quinti	641
M. flexor digiti quinti brevis	641
M. opponens digiti quinti	642
c) Mittlere Handmuskeln	
Mm. lumbricales	642
Mm. interossei volares et dorsales	643

B. Zur Funktion der Vorderextremitäten und des Schultergürtels

1. Muskeln, die den Kopf bewegen	646
2. Muskeln, die die Clavicula bewegen	646
3. Muskeln, die die Scapula bewegen	646
4. Inspiratorisch tätige Muskeln	646
5. Muskeln, die den Oberarm bewegen	646
6. Muskeln, die den Vorderarm bewegen	647
7. Muskeln, die die Hand bewegen	647
a) Bewegung des Handgelenkes	647
b) Bewegung des Daumens	647
c) Bewegung des zweiten bis fünften Fingers	647

C. Der Kehlsack

Zusammenfassung

Schrifttum

Einleitung

Anatomisch-topographische Untersuchungen über den Schultergürtel und die vordere Extremität des Orang-Utans wurden von Fick (1895), Michaelis (1903), Schück (1912/13), Sonntag (1924), Sullivan and Osgood (1927) u. a. ausgeführt. Zur Innervation der einzelnen Muskeln liegen nur einige spärliche Angaben bei

Kohlbrugge (1897) u. a. vor. Die Funktion hat lediglich Schüick bei einigen von ihm untersuchten Schultermuskeln genauer analysiert.

Die vorliegende Arbeit bringt neben der Beschreibung der Ergebnisse einer topographisch-anatomischen Untersuchung von Schultergürtel und Vorderextremität eine Zusammenfassung über die Variation in der Ausbildung der einzelnen Muskeln und Angaben über deren Innervierung. Zur besseren Übersicht wurden die bisher vorliegenden Ergebnisse im Anschluß an die Besprechung der einzelnen Muskeln tabellarisch zusammengefaßt. Innerhalb der Variationsbreite der Muskulatur des Orang-Utans kommen häufig Fälle vor, die als gleiche oder ähnliche Abarten auch beim Menschen bekannt sind. Auf solche Fälle wird wiederholt hingewiesen.

Große Schwierigkeiten bereitete die häufige Unstimmigkeit in der Nomenklatur, da einzelne Muskeln fast von jedem Bearbeiter mit anderen Namen belegt wurden. In den erforderlichen Fällen wurde vor der Beschreibung der Befunde eine Tabelle der verschiedenen Synonyma gebracht.

Der Hauptteil der Arbeit ist der Topographie gewidmet. Ich unterschied hier zwischen den Muskeln des Stammes (Rückenmuskeln, Armmuskeln der Brust, Muskeln des Halses) und den eigentlichen Muskeln der Vorderextremitäten (Muskeln der Schultergegend, des Oberarmes, des Vorderarmes und der Hand). Den rein deskriptiv anatomischen Besprechungen der einzelnen Muskeln folgen jeweils sofort Angaben über deren Variationsbreite, Innervation und Funktion. Diese Art der Besprechung erschien mir für das bessere Verständnis des zweiten Hauptabschnittes über die Funktion von einzelnen Muskeln und Muskelgruppen bei größeren Bewegungsabläufen besonders förderlich.

Die Darstellung des Plexus brachialis, der bisher in der Literatur nicht beschrieben wurde, stellte ich an das Ende des ersten Hauptabschnittes.

Im letzten Abschnitt der Arbeit wird über den Kehlsack, dessen große Variationsbreite und seinen Einfluß auf die Ausbildung von Rücken- und Brustmuskulatur berichtet.

An Material stand für die Untersuchung zur Verfügung: ein junges Orang-Weibchen, welches frisch sezirt werden konnte; ein erwachsenes Orang-Männchen. Das Tier war leider unterhalb des Zwerchfelles und in halber Humerushöhe durchschnitten worden. Mir stand nur die obere Hälfte zur Verfügung; einige mäßig gut konservierte Tiere sowie eine menschliche Leiche zu Vergleichszwecken. Die anatomischen Untersuchungen wurden

durch Lebendbeobachtungen des Orang-Männchens „Emil“ und des Orang-Weibchens „Elly“ im Tiergarten Schönbrunn ergänzt. Daneben wurde für die Funktionsanalysen der Film „Vierfüßiges Gehen von Schimpanse, Gorilla und Orang-Utan“ aus dem Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen (Direktor Dr.-Ing. G.Wolf) herangezogen.

A. Besprechung der einzelnen Muskeln

I. Muskeln des Stammes

1. Gruppe: Rückenmuskeln

M. trapezius (Abb. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8)

Absteigende Fasern des *M. trapezius* reichen bis weit in die Region der Thorakalwirbel. Quere und aufsteigende Bündel ziehen zum lateralen Drittel der Clavicula, dem Acromion und zur Spina scapulae.

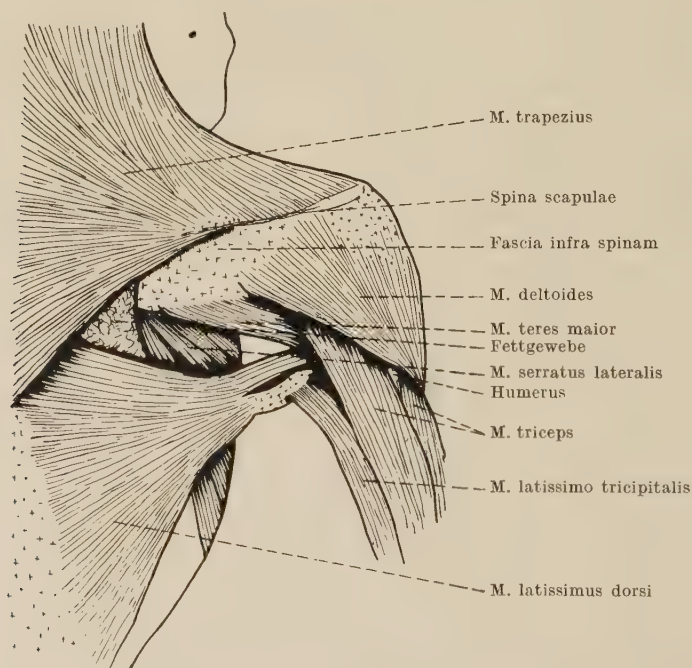


Abb. 1. Orang-Utan, Weibchen, oberste Schichte der rechten Rücken- und Schultermuskulatur

Schück (1912/13) allerdings betont, daß er an der Clavicula keinen Ansatz feststellen konnte, bei Primrose (1900) wird angegeben, daß der Ansatz an der Clavicula erweitert war, da er die ganze Extremitas acromialis claviculae einnahm. Auch beim Menschen kann als Abart der claviculare Teil fehlen (vgl. Rauber-Kopsch 1940).

Im Occipitalteil entspringt der *M. trapezius* muskulös von der *Linea nuchalis supraternalis* und vom *Septum nuchae*.

Schück spricht von einem sehnigen Ursprung, der bis zum *M. sternocleidomastoideus* reicht und mit dessen Sehne verbunden ist. Im Halsteil variiert der Ursprung: Sonntag (1924) konnte ihn vom zweiten bis siebenten Halswirbel feststellen, Schück (1912/13) vom siebenten, Sullivan and Osgood (1927) von den beiden letzten Halswirbeln; Kohlbrugge (1897) spricht überhaupt nur von einem Ursprung an den unteren Halswirbeln. Ich selbst fand den Ursprung vom zweiten bis siebenten Halswirbel. Eine gewisse Variabilität ist also offenbar gegeben.

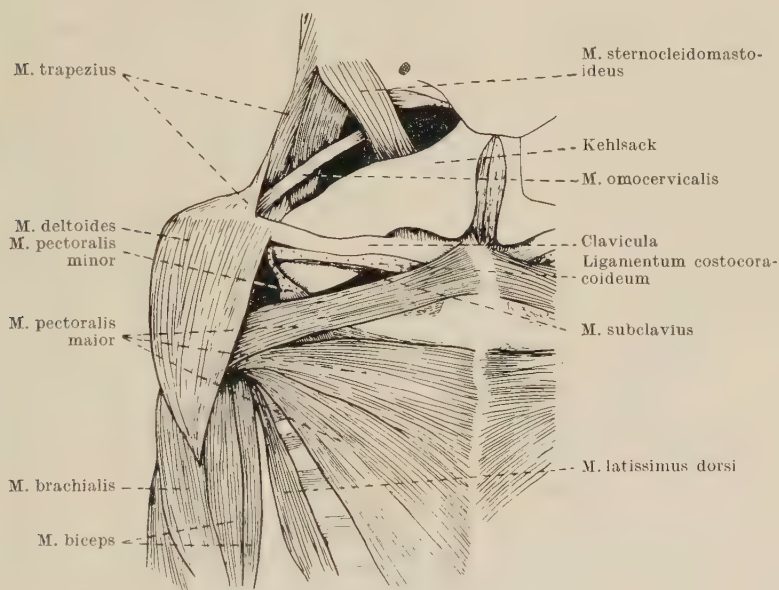


Abb. 5. Weibchen, rechte Hals-, Schulter- und Brustmuskulatur, oberste Schichte, Kehlsack

Im Brustteil entspringt der *M. trapezius* von den Dornfortsätzen der Thorakalwirbel, nach Sonntag von denen der ersten 7 Brustwirbel, nach Schück von den ersten 8, und Sullivan and Osgood konnten den Ursprung an allen Brustwirbeln feststellen. Kohlbrugge spricht nur von den oberen Brustwirbeln. Ich selbst fand den Ursprung am 2. bis 8. Brustwirbel.

Siegelbauer (1944) bezeichnet beim Menschen den oberen, von Kopf und Hals absteigenden Teil als *Pars descendes M. trapezii*; dieser Teil inseriert auch beim Orang schraubig am lateralen Drittel der Clavicula.

Unter *Pars transversa M. trapezii* versteht er den querverlaufenden Teil, der beim Orang wie beim Menschen den Hauptteil des *M. trapezius* aus-

macht. Dieser Abschnitt setzt am acromialen Ende der Clavicula, am Acromion und am oberen Rand der Spina scapulae an.

Schließlich nennt er *Pars ascendens M. trapezii* den caudalen aufsteigenden Teil. Er inseriert am lateralen Abschnitt der Clavicula, dem Acromion und der Spina scapulae.

Wie schon Hepburn (1892) sagte, ist die Occipitalportion des Orang stärker als die des Menschen, sie reicht aber bei den von mir präparierten Tieren nicht bis zum Processus mastoideus. Beim erwachsenen Männchen berührt diese Portion den M. sternocleidomastoideus in breiter Front, beim juvenilen Weibchen ist dies nicht der Fall. Am distalen Ende berührt die Pars ascendens den M. latissimus dorsi, ohne ihn zu bedecken beim Männchen, etwas überdeckend beim Weibchen.

Michaelis (1903) stellte fest, daß der M. trapezius bis zum M. latissimus dorsi reicht. Nach den Beobachtungen von Fick (1895) dagegen zieht der M. trapezius nicht wie beim Menschen bis an den Rand des M. latissimus dorsi oder über denselben, sondern zwischen beiden Muskeln bleibt eine Lücke.

An dem von mir präparierten erwachsenen Männchen trennen sich cranial die beiden Muskeln, und die Lücke zwischen M. latissimus dorsi, M. trapezius, M. serratus und der Scapula wird von einer bindegewebigen (nicht sehnigen) Platte geschlossen. Bei dem juvenilen Weibchen dagegen fehlt diese Platte, und die Lücke wird von Fettgewebe ausgefüllt (Abb. 1). Auch Fick und Michaelis konnten dieses Sehnenjoch nicht finden.

Der Sehnen Spiegel des M. trapezius im Bereich der unteren Hals- und der oberen Brustwirbel ist bei dem von mir präparierten Männchen schwächer als beim Menschen ausgebildet, beim Weibchen fehlt er sogar vollständig.

Sonntag konnte diesen Sehnen Spiegel ebenfalls nicht finden. Schück dagegen fand einen unregelmäßigen Spiegel zwischen dem siebenten Hals- und dem zweiten Brustwirbel.

Der oberflächliche Sehnen Spiegel an der Spina scapulae ist hingegen ziemlich breit und geht in die Insertionssehne über. Beim Weibchen fehlt er auf der rechten Seite.

Innerviert wird der M. trapezius vom N. XI und von C₃

Der M. trapezius hat die Aufgabe, die Scapula und den acromialen Teil der Clavicula zu heben. Die Pars ascendens zieht die Scapula nach unten, die Pars descendens dagegen dreht bei einseitiger Wirkung den Kopf, bei beidseitiger Wirkung senkt sie den Kopf.

Tabelle 1 M. trapezius

Autor	Insertion	Ursprung	Lücke zwischen M. lat. d. u. M. trap.	Innervation
Schüick (1912/13)	Acromion, Spina scapulae	Linea nuchalis supraterminalis, Sept. nuchae; 7. H.W., Dorn- forts. des 1.—9. BW.		N. XI, C ₃
Primrose (1900)	Acromion, Spina scapulae, ganze Extremitas claviculae	1.—8. BW. (Dornforts.)		
Sonntag (1924)		2.—7. HW., Dornforts. des 1.—7. BW.		
Sullivan and Osgood (1927)		6. und 7. HW., alle BW. (Dornforts.)		
Kohlbrugge (1897)		untere HW., obere BW.		
Fick (1895)			Lücke (kein Sehnenjoch)	
Michaelis (1903)			kein Sehnenjoch	
Kallner	Spina scapulae Clavicula, Acromion	2.—7. HW., 2.—8. BW. (Dornforts.)	♂ bindegew. Platte ♀ Fett	N. XI, C ₃

M. omo-cervicalis (Abb. 2, 4, 5)

Synonyma: *M. cleido-atlanticus* (Sommer 1906; Virchow, cit. Kohlbrugge 1897);

M. levator claviculae (Tyson, cit. Traill 1818);

M. clavio-trachélien (Duvernoy, cit. Kohlbrugge);

M. cleido-omo-transversaire (Testut 1884);

M. acronio-trachélien (Cuvier, cit. Kohlbrugge);

M. omo-cervicalis (Bischoff 1870; Schüick 1912/13);

M. atlantoclavicularis (Raven 1950).

Der *M. omo-cervicalis* entspringt unter dem *M. sterno-cleido-mastoideus* am Querfortsatz des Atlas. An den von mir präparierten

Tieren ist er beiderseits vorhanden. Die Insertion, die vom M. trapezius bedeckt wird, erfolgt an der Innenseite der Clavicula im acromialen Abschnitt.

Der M. omo-cervicalis kann zuweilen beim Orang fehlen (Fick). Er unterliegt, wie bereits Kohlbrugge feststellte, einer fortschreitenden Reduktion. Beim Menschen fehlt er fast immer, wenn vorhanden, ist er stark reduziert. Die Fasciculi cleido-occipitalis, die bisweilen beim Menschen gefunden wurden, sind meines Erachtens offenbar ebenfalls reduzierte Mm. omo-cervicales. Rauber-Kopsch (1940 u. a.) bezeichnet sie als „überzählige Bündel“ des M. trapezius; ihr Ursprung liegt an den Querfortsätzen der oberen Halswirbel, am häufigsten am Atlas.

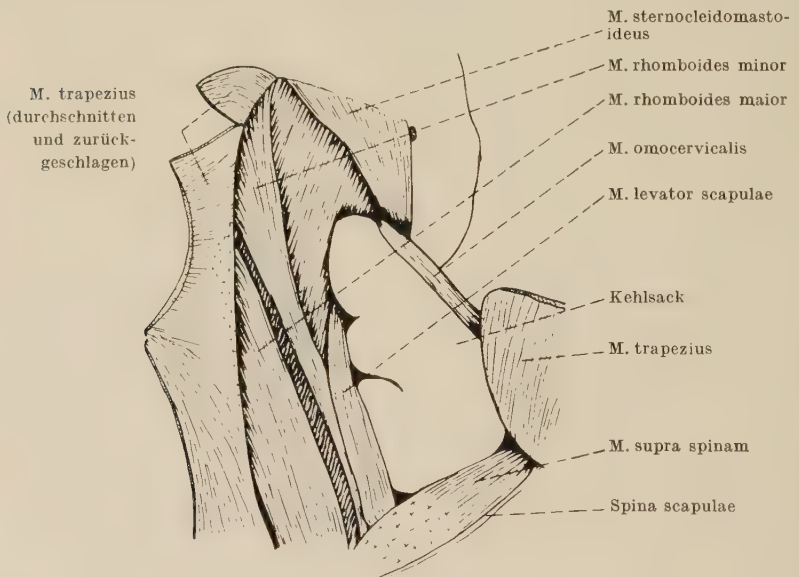


Abb. 2. Männchen, rechte Rücken- und Schultermuskulatur, M. trapezius durchgeschnitten und zurückgeschlagen, Kehlsack

Sullivan and Osgood geben an, daß eine Trennung in einen dorsalen und ventralen Teil zwar schwierig, aber möglich sei. An dem von mir untersuchten Männchen ist die Spaltung eine sehr deutliche, beim Weibchen fehlt sie jedoch vollkommen.

Innervation von C_3 .

Funktion: Der M. omo-cervicalis scheint den M. trapezius beim Heben des acromialen Teiles der Clavicula zu unterstützen.

Tabelle 2 *M. omocervicalis*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit	Innervation
Sullivan and Osgood (1927)	Proc. transv. des Atlas	lat.-mittl. Teil der Clavicula		
Bischoff (1870)	Proc. transv. des Atlas	Acromialende der Clavicula		
Traill (1818)	Proc. transv. des 2. und 3. HW.	äußeres Ende der Clavicula		
Owen (cit. Kohlbrugge, 1897)	Atlas und Occiput		<i>M. cleidooccipitalis</i>	
Kohlbrugge (1897)	kann fehlen			
Schück (1912/13)	Proc. transv. des Atlas	Pars acromialis claviculae		
Primrose (1900)	Proc. transv. des Atlas	wechselt		
Michaelis (1903)	Proc. transv. des 1. und 2. HW.	medial v. Pars acromialis claviculae		
Cuvier	vorhanden			
Vrolik (1841)	vorhanden			
Macalister (1871)	vorhanden			
Pick (1895)	fehlt			
Kallner	Proc. transv. des Atlas	Pars acrom. clavic.		C 3

M. latissimus dorsi (Abb. 1, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14)

Der *M. latissimus dorsi* bedeckt den caudalen Teil des Rückens. Bei dem von mir untersuchten Männchen konnte der Verlauf leider nur bis zum caudalen Ende der Scapula verfolgt werden. Er berührt die Pars ascendens *M. trapezii*. Die Fasern verlaufen aufsteigend über den Angulus caudalis scapulae und ziehen zur Crista tuberculi minoris ohne an der Scapula zu inserieren. Dieser Kopf des *M. latissimus dorsi* umgreift während seines Verlaufes den *M. teres maior* schraubig, um schließlich mit dessen Sehne zu verschmelzen.

Der zweite Kopf des *M. latissimus dorsi*, der aus dem caudalen Abschnitt des Muskels hervorgeht, zieht unter der gemeinsamen

Endsehne des cranialen Abschnittes mit dem *M. teres maior* hindurch und inseriert mit einer Endsehne am Humerus, parallel dem Ansatz der zuerst besprochenen Portion. Wo dieser Kopf in seine Sehne übergeht, entspringt der *M. latissimus triцепitalis*.

Beim Orang-Weibchen wird der craniale Teil des *M. latissimus dorsi* vom *M. trapezius* bedeckt, der craniale Rand ist ziemlich weit von der Scapula entfernt, eine Berührung derselben ist unmöglich.

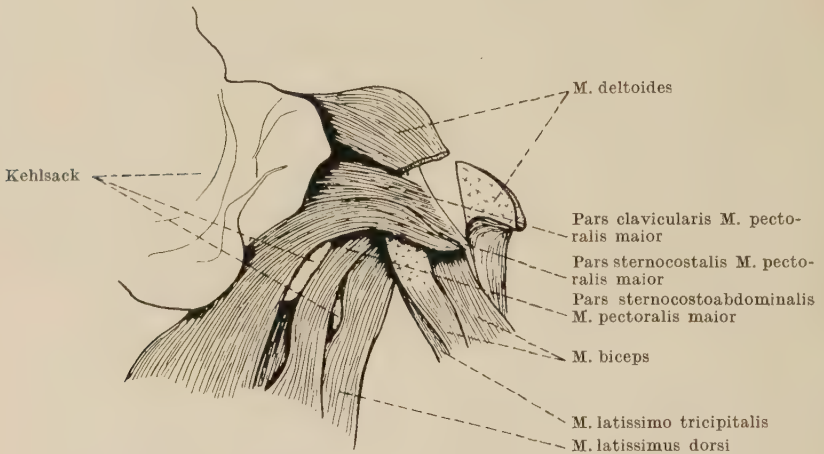


Abb. 7. Männchen, linke Brust- und Schultermuskulatur, oberste Schichte, Kehlsack

Der Ursprung erfolgt von der Fascia lumbodorsalis und der Crista illica. Der Muskel ist hier zwar ebenfalls mit dem *M. teres maior* verwachsen, ein schraubiges Umgreifen desselben fehlt aber. Sonst sind die Verhältnisse ebenso wie beim Männchen.

An dem von mir untersuchten Weibchen sind keine Ursprünge an den Rippen vorhanden, ebenso fanden es Hepburn und Sullivan and Osgood. Costale Ursprünge fanden aber Sonntag von der sechsten bis zur elften Rippe, Bischoff (1880) von der zwölften bis zur dreizehnten Rippe und Schück von der zehnten und der elften Rippe.

Mittels der Fascia lumbodorsalis entspringt der *M. latissimus dorsi* auch von den Wirbeln. Die Abweichungen in den Angaben der Literatur (s. Tab. 3) dürften einerseits durch eine gewisse Variationsbreite, andererseits durch die Schwierigkeit der Abgrenzung der Fascia lumbodorsalis bedingt sein.

Die Vereinigung mit dem *M. teres maior* ist immer vorhanden, wechselnd ist aber die Beziehung zum *M. trapezius*. Beim untersuchten Männchen berühren sich nur die Kanten der beiden Muskeln, beim Weibchen wird der *M. latissimus dorsi* vom *M. trapezius* überlagert. Schück, sowie Sullivan and Osgood konnten sogar ein Verwachsen dieser beiden Muskeln feststellen. Keith (1894) fand ein fibröses Band, welches vom *Angulus caudalis scapulae* zur *Spina scapulae* zog. An den von mir untersuchten Tieren konnte ich nichts Ähnliches finden, auch liegen keine weiteren Angaben in der Literatur hierüber vor.

Innervation: Der *M. latissimus dorsi* wird vom *N. thoracodorsalis* versorgt.

Funktion: Der nach abwärts hängende Arm wird durch die Kontraktion des *M. latissimus dorsi* nach rückwärts gezogen. Ist der Arm hingegen erhoben, so wird er nach abwärts gezogen. An den Rippen inserierende Bündel können bei fixiertem Arm die Rippen heben, d. h. respiratorisch wirksam sein.

Tabelle 3 *M. latissimus dorsi*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbunden mit	Eigenes Fascienblatt
Traill (1818)	wie beim Menschen			
Sonntag (1924)	5 untere BW. (Proc. spin.), Fascia lumbodorsalis, Crista ilica, 6.—11. Rippe		<i>M. teres maior</i>	
Hepburn (1892)	3 untere BW. (Proc. spin.), Crista ilica, kein costaler Ursprung		<i>M. teres maior</i>	
Sullivan and Osgood (1927)	Fascia lumbodorsalis (10., 11. und 12. BW., Lumbal W, Sacral W, Crista ilica), kein costaler und scap. Ursprung	Tuberculum min. Sulcus intertubercularis	<i>M. teres maior</i> <i>M. trapezius</i>	
Keith (1894)				fibröses Band vom <i>Angulus caudalis scap.</i> zur <i>Spina scap.</i>
Deniker, Bischoff, Fick, Hepburn, Gratiolet (cit. Kohlbrugge, 1897)	Crista ilei Rippen (Bischoff: Rippen 12—13)	Crista tuberculi minoris	<i>M. teres maior</i>	

Tabelle 3 (Fortsetzung)

Autor	Ursprung	Insertion	Verbunden mit	Eigenes Fascienblatt
Schück (1913)	Crista ilica, ab 9. BW., 10. und 11. Rippe	Crista tuberculi minoris	M. teres maior M. trapezius	
Kallner	♂ Fascia lumbodorsalis, ♀ Crista ilica (nicht an den Rippen!)	Crista tub. min. Cr. tub. min.	M. teres maior M. teres maior	
Keith (1894) Mensch				fibröses Band vom Angulus caudalis scap. zur Spina scap.

M. rhomboides (Abb. 2, 3, 4)

Der *M. rhomboides* ist vom *M. trapezius* vollständig bedeckt und wird erst nach Durchschneiden und Zurückschlagen des letzteren sichtbar. Er ist sehr grobfasrig und nur einige Millimeter dick. Eine Trennung in einen *M. rhomboides minor* und *M. rhomboides maior* ist bei dem erwachsenen Männchen auf der linken Körperhälfte nicht möglich, während auf der rechten Seite diese Spaltung eindeutig besteht (Abb. 2, 4). Bei dem juvenilen Weibchen sind die beiden Muskeln auf beiden Seiten voneinander vollkommen getrennt.

Der *M. rhomboides maior* liegt dem *M. rhomboides minor* beim Männchen (rechts) eng an, beim Weibchen berühren sich die beiden Teile nicht; sie sind durch eine ziemlich breite Lücke voneinander getrennt. Der *M. rhomboides maior* entspringt in beiden Fällen von den Dornfortsätzen des vierten Hals- bis vierten Brustwirbels und inseriert beim Männchen muskulös an der Innenkante der Scapula von der Spina scapulae bis zum unteren Winkel der Scapula. Beim Weibchen erfolgt die Insertion entlang der ganzen Innenkante der Scapula.

Der *M. rhomboides minor* entspringt muskulös vom mittleren Teil der Linea nuchalis superaterminalis und vom Septum nuchae in seinem oberen Abschnitt. Er inseriert am Angulus cranialis scapulae mit einer kurzen Sehne.

Auch Bischoff (1870) beschrieb den *M. rhomboides minor*: Ursprung an der Linea nuchalis superaterminalis, der „Tuberositas occipitalis externa“ und an den oberen fünf Halswirbeln; Insertion am Margo vertebralis scapulae.

lae. Schüeck (1912/13) fand eine besondere Portion vom Os occipitale, die beinahe bis zum Angulus cranialis scapulae selbständig war. Die Hauptportion entsprang ebenfalls vom Occipitale mit äußerst dünnen, schwachen Muskelfasern, weiters vom Septum intermusculare nuchae und von den Processus spinosi des ersten bis siebenten Brustwirbels. Der Muskel setzte an der „Basis scapulae“ an. Ebenso fanden Primrose und Barnard (cit. Schüeck 1912/13) und Cuvier und Owen (cit. Kohlbrugge 1897) eine Occipitalportion. Auch Sullivan and Osgood (1927) fanden eine Trennung des *M. rhomboides*. Sie nannten den occipitalen Teil jedoch nicht *M. rhomb. minor*, sondern *M. omo-occipitalis* mit einem Ursprung am mittleren Abschnitt

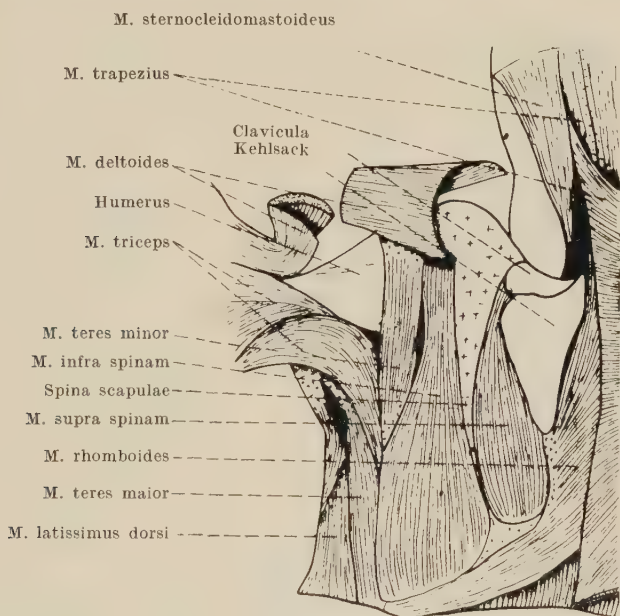


Abb. 3. Männchen, linke Schulter- und Rückenmuskulatur nach Entfernung der Fascia infra spinam und nach Durchtrennung des *M. deltoideus* und des *M. trapezius*.

der Linea nuchalis supraterminalis und einer Insertion an der Innenkante der Scapula. Hepburn (1892) fand zwar auch einen occipitalen Ursprung, der gefundene Muskel war jedoch ungeteilt und inserierte am Margo vertebralis scapulae. Er fand also auf beiden Körperseiten dieselben Verhältnisse vor, wie sie bei dem von mir seziierten Männchen nur auf der linken Körperseite vorhanden sind. Der von Fick (1895) untersuchte Orang hatte einen ungeteilten *M. rhomboides*, dessen vertebrale Ursprünge nicht höher als beim Menschen hinaufreichten. Nach Sandifort (cit. Kohlbrugge 1897) reicht der Ursprung vom fünften Halswirbel bis zum vierten Brustwirbel, nach Michaelis (1903) vom zweiten Halswirbel bis zum sechsten Brustwirbel.

Der Ursprung an den Wirbeln erfolgt immer an den Dornfortsätzen. Dies stimmt mit den meisten Befunden aus der Literatur überein. Nur Sullivan and Osgood geben als Ursprung die Querfortsätze der Wirbel an.

Aus obigen Ausführungen geht hervor, daß die Variationsbreite eine recht große ist. Der Muskel kann einheitlich sein oder in einen occipitalen und einen vertebralen Teil vollständig oder unvollständig getrennt sein. Ist der Muskel einheitlich, so kann er vom Occiput

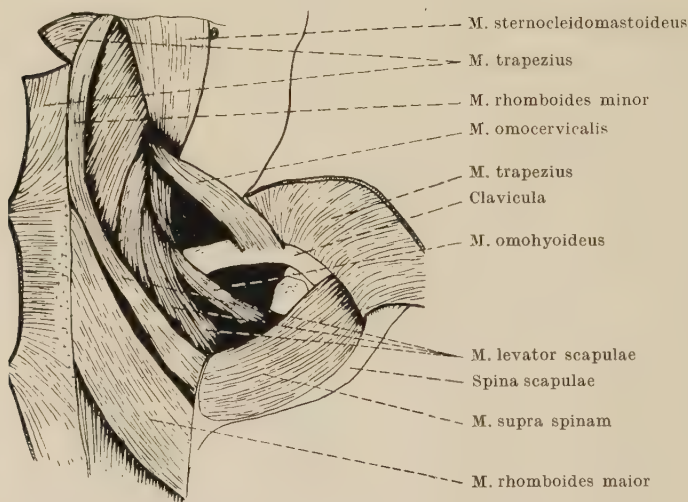


Abb. 4. Männchen, rechte Schultermuskulatur, Kehlsack entfernt

kommen oder von einer wieder sehr variierenden Anzahl von Hals- und Brustwirbeln.

Ähnlich sind die Verhältnisse beim Menschen, auch hier können die beiden Muskeln getrennt oder miteinander verschmolzen sein. Der Ursprung des *M. rhomboides minor* kann auch hier bis zum *Os occipitale* reichen.

Die Innervation des *M. rhomboides* erfolgt durch C_4 und C_5 .

Die Funktion des *M. rhomboides* besteht darin, die *Scapula* medianwärts und aufwärts zu ziehen. Je höher nun der Ursprung liegt, besonders hoch naturgemäß wenn eine occipitale Portion vorhanden ist, desto kräftiger wird die Aufwärtsbewegung der *Scapula* erfolgen können.

Tabelle 4 M. rhomboides

Autor	Trennung in Maior und Minor	Ursprung	Insertion
Traill (1818)	wie beim Menschen		
Sullivan and Osgood (1927)	vorhanden	M. omo occipitalis = rh. minor: mittlerer Abschnitt der Linea nuchalis supraterminalis M. rh. = M. rh. maior: Sept. nuchae, Proc. transv. des 2. HW. bis 7 BW.	innere Kante der Scapula innere Kante der Scapula
Bischoff (1870)	vorhanden	M. rh. minor: Linea nuchalis supraterminalis, Tuberositas occipitalis externa 1. bis 5. HW.	Margo vertebralis scapulae
Schück (1912/13)	teilweise (bis An- gulus cran. scap.)	Os occipitale, Sept. inter- musculare nuchae, 1. bis 7. BW. (Proc. spin.)	Basis scapulae (Angulus caud.)
Primrose (1900)	vorhanden		
Barnard (1875)	vorhanden		
Fick (1895)	ungeteilt, an der WS nicht höher als beim Menschen		
Hepburn (1892)	ungeteilt	occipitaler Ursprung	vertebr. Rand der Scapula
Sandifort (1840)		5. HW. bis 4. BW.	
Cuvier (n. Kohlbrugge, 1897)		occipitaler Ursprung	
Owen (n. Kohlbrugge, 1897)	occipitaler Ursprung		
Michaelis (1903)	ungeteilt	2. HW bis 6. BW.	
Broca (1869)	ungeteilt		
Kallner	♂ nur rechts vorhanden ♀ vorhanden	M. rh. maior: Proc. spin. des 4. HW. bis 4. BW. M. rh. minor: Linea nuchalis supraterminalis superior, Sept. nuchae M. rh. maior: M. rh. minor: wie ♂	Innenkante der Scapula Angulus cranialis scapulae ganze Innenkante der Scapula

M. levator scapulae (Abb. 2, 4)

Der *M. levator scapulae* liegt in der Tiefe des Nackens und legt sich seitlich an den Kehlsack an. Seine craniale Kante wird vom *M. rhomboides* bedeckt. Der Muskel zerfällt bei dem von mir untersuchten Männchen in drei leicht voneinander trennbare Bündel, die bis unmittelbar vor ihrer Insertion am oberen Winkel der Scapula getrennt sind. Der Ursprung dieser Bündel liegt an den Querfortsätzen des zweiten, dritten und vierten Halswirbels, die Bündel entspringen mit je einer Sehne.

Ebenfalls drei Bündel fand Primrose (1899).

Bei dem jungen Orang-Weibchen ist wieder eine Asymmetrie zwischen der linken und der rechten Körperhälfte vorhanden. Links besteht nämlich der *M. levator scapulae* aus vier Bündeln, die sich nur sehr schwer voneinander trennen lassen und mit kurzen Sehnen von den Querfortsätzen des ersten bis vierten Cervicalwirbels entspringen. Rechts dagegen zerfällt der *M. levator scapulae* in fünf Bündel, die sich aber nur im ersten Drittel des Muskels voneinander trennen lassen. Der Muskel zieht wieder von den Querfortsätzen des ersten bis vierten Halswirbels zum *Angulus cranialis scapulae*, vom dritten Halswirbel entspringen aber zwei Bündel bzw. deren Sehnen.

Ebenfalls vier Portionen fand Schück, die ebenfalls von den Querfortsätzen des ersten bis vierten Halswirbels zum *Angulus cranialis scapulae* zogen. Sullivan and Osgood fanden sogar fünf Bündel; sie zogen von den Querfortsätzen der vier oberen Halswirbel zum *Angulus cranialis scapulae*. Auch Hepburn fand fünf Bündel, von denen eines sogar am *Processus mastoides* entsprang. Duvernoy (cit. Kohlbrugge 1897) fand ebenfalls eine vom Schädel entspringende Portion. Auch beim Menschen kann als Abart die oberste Zacke vom *Processus mastoides* kommen (Rauber-Kopsch 1940).

Die geringste Ausdehnung hatte der Muskel bei dem von Cuvier (cit. Kohlbrugge 1897) beschriebenen Tier, wo er nur von den drei obersten Halswirbeln kam. Am weitesten caudal reichend fand Fick den *M. lev. scap.*, nämlich bis zum siebenten Halswirbel.

Auch beim Menschen ist die Zahl der Zacken nicht konstant. Eine Verminderung der Ursprünge durch Ausfall unterer Zacken ist häufiger als eine Vermehrung. Bei einer Vermehrung der Zacken kann der Muskel bis zum siebenten Halswirbel reichen (Rauber-Kopsch 1940).

Innervierung: Schück fand den *M. Lev. scap.* vom C_3 und C_4 innerviert. Gleiche Verhältnisse finde ich auf der linken Seite des von mir untersuchten Orang-Weibchens, rechts dagegen versorgen C_4 und C_5 den Muskel. Dies hängt vielleicht mit der Vermehrung der Fasern auf dieser Seite zusammen.

Funktion: Bei seiner Kontraktion zieht der *M. levator scapulae* das Schulterblatt nach vorne und oben.

Tabelle 5 *M. levator Scapulae*

Autor	Bündel	Ursprung	Insertion	Innervation
Sullivan and Osgood (1927)	5	Proc. transv. der 4 ob. HW. (2 Sehnen vom 3. HW.)	Scapula (Ang. cran.)	
Hepburn (1892)	5	Proc. transv. d. 4 ob. HW., Proc. mastoideus		
Cuvier (cit. Kohlbrugge 1897)		ob. 3 HW.		
Duvernoy (1855)		ob. 3 HW., Schädel		
Schück (1912/13)	4	Proc. transv. d. 1. bis 4. HW.	Angulus cran. scapulae	C ₃ , C ₄
Primrose (1900)	3			
Fick (1895 ff.)		bis zum 7. HW.		
Kallner ♂	3	2., 3., 4. HW. (Proc. transv.)	Angulus cran.scap.	
♀ rechts	5	Proc. transv. d. 1., 2., 3., 4. HW. (2 Sehnen vom 3. HW.)	Angulus cran.scap.	rechts: C ₄ , C ₅
♀ links	4	1. bis 4. HW.	Angulus cran.scap.	links: C ₃ , C ₄

Zweite Gruppe: Armmuskeln der Brust

M. pectoralis maior (Abb. 5, 6, 7, 8, 10, 31)

Der *M. pectoralis maior* besteht aus mehreren Portionen. In der Regel zerfällt er in drei Teile, nämlich in die *Pars claviculæ*, die *Pars sternocostalis* und in die *Pars abdominalis*. Die Ausbildung dieser drei Teile variiert aber etwas, die *Pars claviculæ* kann sogar fehlen.

Bei dem von mir untersuchten Orang-Männchen sind die drei Teile vollkommen voneinander getrennt. Der claviculäre Abschnitt und die *Pars sternocostalis* sind durch eine breite Lücke getrennt, in die sich ein Beutel des Kehlsackes schiebt. Die *Pars claviculæ* entspringt nicht von der Clavicula selbst, sondern ist caudalwärts verschoben und kommt vom Sternum und den beiden ersten Rippen. Die claviculäre Portion des *M. pectoralis maior* inseriert mit einer nur an der Unterseite des Muskels sichtbaren Sehne an der *Crista tuberculi maioris*.

Die *Pars sternocostalis* entspringt vom Manubrium sterni und von einer Anzahl von Rippen, was am vorliegenden Präparat leider nicht mehr feststellbar war. Die Insertion erfolgt wieder an der Crista tuberculi maioris, liegt etwas unterhalb des Ansatzes der *Pars clavicularis* und wird von letzterer überdeckt. Die Endsehne ist wieder nur an der Unterseite des Muskels sichtbar.

Die *Pars abdominalis* ist leider in der Höhe der vierten Rippe durchgeschnitten, der Ursprung ist dadurch nicht mehr feststellbar. Dieser Teil des großen Brustmuskels zieht schräg nach oben und außen, wobei er unter die beiden anderen Portionen zu liegen kommt.

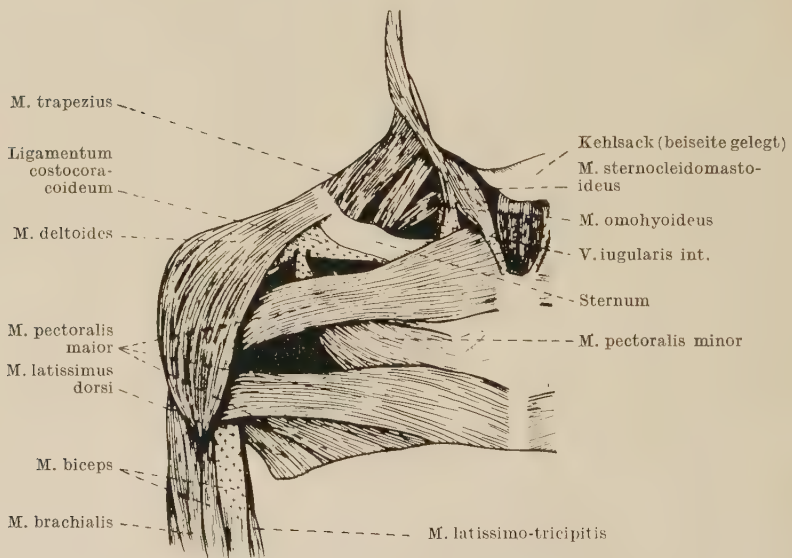


Abb. 6. Männchen, rechte Schulter- und Brustmuskulatur, oberste Schichte, Kehlsack zur Seite gelegt

Die Insertion erfolgt unabhängig von den beiden anderen Ansätzen mit einer kräftigen Endsehne etwas oberhalb der Ansatzstelle der *Pars clavicularis*.

Die Dreiteilung des *M. pectoralis maior* ist auch bei dem jungen Orang-Weibchen vorhanden, nur sind die einzelnen Portionen nicht vollkommen voneinander getrennt.

Die claviculare Portion ist von der *Pars sternocostalis* wieder durch eine breite Lücke getrennt. Da der Kehlsack aber bei diesem

jungen Tier noch sehr klein ist, kann sich noch kein Kehlsackbeutel in diese Spalte schieben. Damit scheint mir auch die Annahme von Kohlbrugge (1897), daß es sich bei der Clavicularportion vielleicht um einen durch den wachsenden Kehlsack verlagerten Teil der Sternalportion handelt, nicht ganz gerechtfertigt. Die Dreiteilung des *M. pectoralis maior* tritt bekanntlich auch beim Menschen und bei verschiedenen anderen Wirbeltieren auf, bei denen kein Kehlsack vorhanden ist.

Der Ursprung der *Pars sternocostalis* ist nicht von dem der letzten Portion zu trennen, er liegt am Manubrium sterni und an den unter-

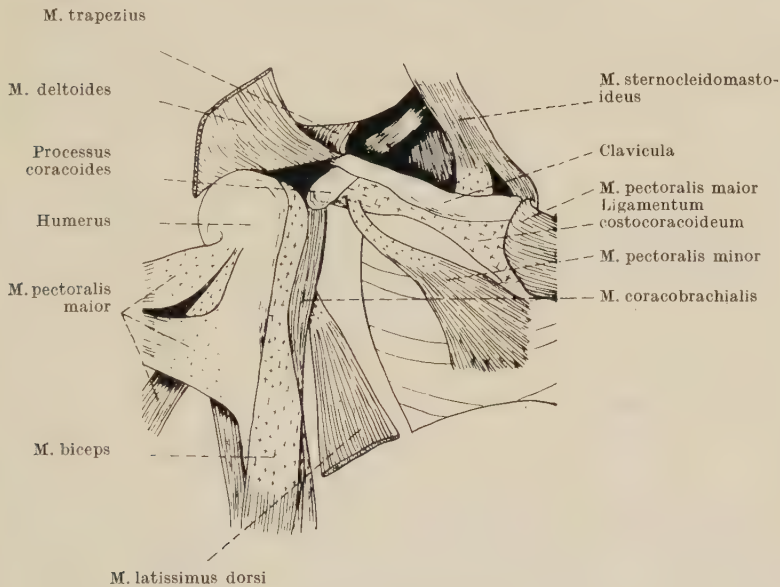


Abb. 8. Männchen, rechte Schulter- und Brustmuskulatur, tiefe Schichte, nach Entfernung des Kehlsackes.

sten vier Rippen. Nach dem gemeinsamen Ursprung trennen sich zwar die beiden Teile, liegen aber in ihrem weiteren Verlauf eng nebeneinander. Die *Pars sternocostalis* inseriert mit Hilfe einer Endsehne unmittelbar neben der Ansatzstelle der *Pars clavicularis*.

Beim untersuchten Weibchen ist eine Asymmetrie zwischen der rechten und der linken Körperhälfte feststellbar: auf der rechten Seite erfolgt die Insertion der drei Teile wie eben beschrieben, links dagegen inserieren alle Portionen mit einer gemeinsamen Sehne am Humerus.

Wie schon erwähnt, variiert die Ausbildung des *M. pectoralis maior*. Die *Portio clavicularis* vermißten Bischoff (1870), Sandifort (1840) und Primrose (1899). Sullivan and Osgood erwähnten, daß die *Pars clavicularis* fehlt, beschrieben aber eine *Pars manubrialis*, die von der Kapsel des Sterno-clavicular-Gelenkes, dem Manubrium sterni und dem zweiten Rippenknorpel zur *Crista tuberculi maioris* zog. Bei dieser *Pars manubrialis* handelte es sich aber ebenso wie bei beiden von mir seziierten Tieren um eine nach caudal verschobene *Portio clavicularis*. Eben solche Fälle fanden Hepburn (1892), Chapman (1880) und Saar (1903), der diese Portion *M. sterno-humeralis superficialis* nannte. Eine echte *Pars clavicularis* fanden Sonntag (1924) und Fick (1895). Michaelis (1903) spricht zwar von einer *Pars clavicularis*, gibt aber keinen genauen Ursprung an.

Die beiden anderen Teile, die *Pars sternocostalis* und die *Pars abdominalis* können miteinander mehr oder weniger verbunden sein. Diesen Fall fand ich bei dem von mir präparierten Orang-Weibchen, aber auch Sonntag (1924) berichtet, daß sich die beiden caudalen Portionen zu einer Muskelgestalt vereinten.

Die Lage der *Pars sternocostalis* und der *Pars abdominalis* ist abhängig vom Vorhandensein einer echten clavicularen Portion. Liegt nämlich der Ursprung schon an der Clavicula und am Sterno-clavicular-Gelenk, so sind auch die Ursprünge der anderen Portionen nach cranial verschoben. Entspringt aber die *Portio clavicularis* vom Sternum und den Rippen, so sind auch die beiden anderen Portionen nach caudal verlagert.

So beschreibt z. B. Fick (1895) eine echte *Pars clavicularis*. Den Ursprung der *Pars sternocostalis* sah er am Sternum und der zweiten bis fünften Rippe, den der *Pars abdominalis* fand er an den unteren Teilen des Sternums, dem Rippenbogen und an der Rectusscheide. Auch Sonntag konnte eine echte *Clavicularportion* finden; die *Pars costosternalis* entsprang wieder vom unteren Abschnitt des Sternums und vom Knorpel der letzten echten Rippe, die *Pars abdominalis* kam von der Faszie des externen schrägen Bauchmuskels. •

Im Gegensatz zu diesen Fällen von nach cranial verschobenem *M. pectoralis maior* steht das weitaus häufigere Vorkommen eines nach caudal verlagerten großen Brustmuskels. Bei allen diesen Fällen entspringt die *Pars clavicularis* vom Manubrium sterni und der ersten oder zweiten Rippe. Das mir zur Verfügung stehende Orang-Weibchen ist einer dieser Fälle. Hier entspringen die beiden caudalen Portionen vom Manubrium sterni und den untersten vier Rippen. Bei dem von Bischoff (1870) untersuchten Orang kamen die beiden caudalen Teile vom Manubrium sterni und vom fünften,

sechsten und siebenten Rippenknorpel, bei Sullivan and Osgood (1927) außerdem noch von der Aponeurose des *M. obliquus externus*.

Die Beschreibung von Saar (1903) ist in jeder Beziehung etwas abweichend. Er spricht vor allem nicht vom *M. pectoralis maior*, sondern von drei voneinander getrennten Muskeln, dem *M. sterno-humeralis superficialis*, dem *M. sterno-humeralis profundus* und dem *M. thoraco-articulo-humeralis*. Der erste Muskel entspricht der clavicularen Portion des *M. pectoralis maior*. Er entspringt vom verbreiterten Manubrium sterni bis zum Ansatz des ersten Rippenknorpels, war mit der *Clavicula* nur durch lockeres Bindegewebe verbunden und zog zur *Crista tuberculi maioris*. Bei dem *M. sterno-humeralis profundus* handelt es sich um die *Pars sterno-costalis*. Er zog vom zweiten bis

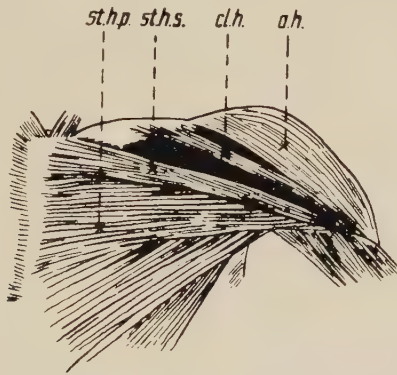


Abb. 31. Deltoides-Gruppe des Menschen, nach G. Saar.

st. h. p. *M. sterno-humeralis profundus*; st. h. s. *M. sterno-humeralis superficialis*; cl. h. *M. claviculo-humeralis*; a. h. *M. acromio-humeralis*.

sechsten Rippenknorpelfortsatz des Sternums zur *Crista tuberculi maioris*. Und schließlich handelt es sich bei Saars *M. thoraco-articulo-humeralis* um die *Pars abdominalis*. Der beschriebene Muskel bestand aus zwei Portionen. Die orale Portion reichte vom dritten bis sechsten Rippenknorpelansatz am Sternum, zog an der lateralen Seite des *Processus coracoideus* vorüber und strahlte in die Schultergelenkscapsel aus. Die aborale Portion zog vom vierten Rippenknorpelansatz, dem Rippenbogen und der vorderen *Rectusfaszie* zum *Tuberculum minoris*, dem „*Ligamentum intertuberculare*“ und der *Crista tuberculi maioris*.

Der *M. pectoralis maior* wird bei dem jungen Orang-Weibchen von C V bis C VIII und Th I innerviert.

Der *M. pectoralis* rollt bei seiner Kontraktion den Arm einwärts und adduziert ihn. Ist der Arm fixiert, so heben jene Abschnitte des Muskels, die an den Rippen befestigt sind, dieselben und wirken inspiratorisch.

Tabelle 6 *M. pectoralis maior*

Autor	Portionen	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Sonntag (1924)	Pars clavicularis Kehlsack Pars costosternalis Pars abdominalis	innerstes Ende der Clavicula, Kante des Manubrium sterni untere Hälfte des Sternums, Knorpel der letzten echten Rippen Fascia des schrägen Bauchmuskels	Humerusschaft	M. obliquus externus
Hepburn (1892)	P. clavicularis	nicht von Clavicula, sondern vom Manubrium sterni und 1. Rippenknorpel		
Bischoff (1870)	(keine P. clav.) Portio sternalis Portio costalis	Manubrium sterni 5., 6., 7. Rippenknorpel		
Fick (1895)	Pars clavicularis Kehlsack Pars sternocostalis Pars sternocostoadominalis	Extremit. sternal. claviculae (2. Tier: Manubrium und 1. Rippe) Sternum, 2. bis 5. Rippe unterer Teil des Sternums, Rippenbogen, Rectusscheide	(getrennt) Spina tub. mai. Spina tub. mai. Tub. mai.	M. rectus
Sullivan and Osgood (1927)	(P. clavicularis fehlt) Pars manubrialis Pars sternochondralis Pars costoadominalis	Manubrium, Kapsel des Sterno-claviculargelenkes, 2. Rippenknorpel 5., 6., 7. Rippenknorpel und angrenzendes Sternum 5., 6. Rippe, Aponeurose d. M. obliquus externus	(getrennt) Crista tuberculi maioris Humerus ober P. manubr. Crista tuberculi maioris	M. obliquus externus
Sandifort (1840)	Pars clavicularis fehlt	nur vom Sternum		
Duvernoy (cit. Kohlbrugge, 1897)		bis zur 10. Rippe		Fascie der Bauchmuskeln

Tabelle 6 (Fortsetzung)

Autor	Portionen	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Chapman (1880)	1. 2. 3.	Sternum und 1. intercostaler Raum, sternaler Teil der 3., 4., 5. und 6. Rippe, costaler Teil der 4., 5., 6. und 7. Rippe		
Michaelis (1903)	Pars clavicularis Kehlsack Pars sternocostalis Pars sternocostoadominalis	Sternum im 3. Intercostalraum, 3. bis 6. Rippe	(getrennt)	M. rectus
Primrose (cit. Michaelis, 1903)	Pars sternocostoadominalis	Rippenbogen, Vagina M. recti	Tuberculum minus humeri	
Saar (1903)	keine Pars clavicularis			
	M. sterno-humeralis superficialis (= Pars clavic.) M. sterno-humeralis profundus (= Pars sternocostalis) M. thoraco-articulo-humeralis (P. sternocostoadom.)	Manubrium bis 1. Rippenknorpelansatz Sternum vom 2. bis 6. Rippenknorpel- ansatz orale Portion = Sternum vom 3. bis 6. Rippenknorpelansatz) aborale P.: Sternum vom 4. Rippen- knorpelansatz bis Rippenbogen und Rectusfaszie	(getrennt) Spina tuberc. maior Spina tuberc. maior Schultergelenkscapsel Tub. minus, Tub. min., Lig. intertubercularia	M. rectus
Kallner	♂ Pars clavicularis Kehlsack Pars sternocostalis Pars abdominalis ♀ Pars clavicularis Lücke (noch kein Kehlsack) Pars sternocostoadominalis	Sternum, 1. und 2. Rippe (nicht Clav.) Manubrium, Rippen nicht feststellbar Sternum, 1. und 2. Rippe Manubrium-sterni und unterste 4 Rippen	(getrennt) Crista tub. mai. Crista tub. mai. (unter Pars clav.) Tub. mai. rechts: Crista tub. mai. humeri rechts: Crista tub. mai. humeri links: gemeins. Sehne für alle 3 Portionen	

M. pectoralis minor (Abb. 5, 6, 8)

Der *M. pectoralis minor* liegt unter dem *M. pectoralis maior* und wird von ihm durch den Kehlsack vollkommen getrennt. Er entspringt bei dem untersuchten Männchen von den Knorpeln der 2. und 4. Rippe, beim Weibchen nur von den Knorpeln und den Endstellen der knöchernen Teile der 3. und 4. Rippe.

Sonntag (1924) gibt als Ursprung die Knorpel der zweiten bis fünften Rippe an, Hepburn (1892) die der dritten und vierten, Bischoff (1870), Sullivan and Osgood (1927) die der dritten bis fünften Rippe. Der Ursprung kann also zwischen der zweiten bis fünften Rippe liegen.

Die Insertion zeigt eine große Variationsbreite. Auffallend sind vor allem die Unterschiede zwischen den beiden Körperhälften desselben Tieres. Sowohl beim untersuchten Männchen als auch Weibchen inseriert der *M. pect. minor* auf der linken Körperhälfte an der Oberseite des Processus coracoides scapulae, auf der rechten Seite dagegen setzt er am Lig. costocoracoideum unmittelbar vor dessen Ansatz am Proc. coracoides an.

Sullivan and Osgood fanden die Insertion an der oberen und mittleren Fläche des Proc. coracoides in Verbindung mit dem Lig. costocoracoideum. Sonntag, Hepburn, Bischoff, Fick und Kohlbrugge sahen die Insertion nur am Proc. coracoides. Die abweichende Ausbildung des *M. pectoralis* kann noch weiter gehen, indem sich der Muskel spaltet. So sah Beddard (1892) eine Zweiteilung. Die eine Portion setzte am Proc. coracoides an, die andere am Humerus. Westling (cit. Kohlbrugge 1897) wieder sah einen getrennten Teil des Muskels am lateralen Teil der Clavicula inserieren. Eine dreiteilige Sehne fand Barnard (1875).

Die Variationsbreite der Insertion ist also offensichtlich eine recht große. Der Normalfall dürfte die Insertion am Proc. coracoides sein.

Der *M. pectoralis minor* hat die Aufgabe, die Rippen zu heben und die Scapula zu adduzieren.

Tabelle 7 *M. pectoralis minor*

Autor	Ursprung	Insertion	Geteilt
Sonntag (1924)	Knorpel der 2., 3., 4., 5. Rippe	Proc. coracoides (ob. Teil)	
Hepburn (1892)	3., 4. Rippe	Proc. coracoides (ob. Seite)	
Bischoff (1870)	3., 4., 5. Rippe	Proc. coracoides (Basis)	
Fick (1895)		Proc. coracoides (ob. Seite)	
Sullivan and Osgood (1927)	Knorpel der 3., 4., 5. Rippe	Proc. coracoides (ob. u. mittl. Fl.) u. Lig. costocoracoideum	

Tabelle 7 (Fortsetzung)

Autor	Ursprung	Insertion	Geteilt
Beddard (1892)		1. Proc. coracoides 2. Humerus	2 Teile
Kohlbrugge (1897)		Proc. corac. (Spitze, Basis)	
Westling (1884)		1. Proc. corac. 2. Clavicula (lateral Teil)	2 Teile
Barnard (1875)			3teilige Sehne
Kallner	♂ Knorpeln der 2., 3., 4. Rippe	l.: Proc. corac. scap. (ob. Seite) r.: Lig. costocoracoideum (vor Ansatz am Proc. corac.)	—
	♀ Knorpeln und Enden der 3., 4. Rippe	l.: Proc. corac. r.: Lig. costocoracoideum (vor Ansatz am Proc. cor.)	—

M. subclavius und *Ligamentum costocoracoideum* (Abb. 5, 6, 8)

Der *M. subclavius* entspringt bei dem von mir untersuchten Weibchen am Ende des ersten Rippenknorpels, zieht dann unter der Clavicula und dem *Lig. costocoracoideum* zur caudalen Fläche der Clavicula und inseriert von dieser bis zur Tuberositas coracoidea. Bei dem untersuchten Männchen fehlt der Muskel auf beiden Körperseiten. Er kann also überhaupt beim Orang fehlen.

Auch beim Menschen fehlt manchmal der *M. subclavius*, und es kann an seiner Stelle nur ein Ligament vorhanden sein (Rauber-Kopsch 1940).

Bei dem von Hepburn (1892) untersuchten Orang entsprang der *M. subclavius* gemeinsam mit dem *M. pectoralis minor* von der zweiten Rippe. Sullivan und Osgood (1927) fanden den Muskel vom ersten Rippenknorpel zur caudalen Oberfläche der Clavicula ziehend.

Dem erwähnten Ligament beim Menschen entspricht beim Orang das *Lig. costocoracoideum*, welches fast immer vorhanden ist. Beim vorliegenden Männchen ist es kräftig entwickelt und entspringt von der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes und dem knöchernen Abschnitt der ersten Rippe. Es ist mit der caudalen Kante der Clavicula in ganzer Länge verwachsen und inseriert am Proc. coracoides. Die Endsehne des *M. pect. minor* inseriert auf der rechten Seite am *Lig. costocoracoideum* unmittelbar vor der Insertion des Ligamentes am Proc. coracoides. Auf der linken Seite ist dagegen die Insertion des *M. pect. minor* etwas nach oben verschoben, der Ansatz erfolgt am Proc. costocoracoides.

Auch beim Weibchen ist das *Lig. costocoracoideum* kräftig entwickelt. Es entspringt aber nicht von der Kapsel des Sternoclavi-

cular-Gelenkes, sondern nur vom knöchernen Teil der ersten Rippe. Zwei Drittel sind mit der caudalen Kante der Clavicula verwachsen, das am weitesten lateral liegende Drittel dagegen ist frei. An diesem Abschnitt setzt die Sehne des *M. pect. minor* an. Die Insertion erfolgt am *Proc. coracoides*.

Sullivan and Osgood fanden den Muskelansatz nur an der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes und die Insertion am ersten Rippenknorpel und am *Proc. coracoides*.

Es können demnach also *M. subclavius* und *Lig. costocoracoideum* vorhanden sein. Oder es kann bei fehlendem Muskel nur das Ligament vorhanden sein.

Ligament und Muskel haben dieselbe Aufgabe: Fixierung der Clavicula im Sternoclavicular-Gelenk. Die besondere Fixierung scheint für den Orang von besonderer Bedeutung zu sein, da häufig diese „doppelte Sicherung“ vorhanden ist. Eine besonders große Beanspruchung erfolgt bereits beim gewöhnlichen Klettern, ist jedoch beim Schwingklettern (s. d.) wohl am stärksten.

Tabelle 8 *M. subclavius* und *ligamentum costocoracoideum*

Autor	Ursprung (<i>M. subcl.</i>)	Insertion (<i>M. subcl.</i>)	Ligt. cost. cor: Ursprung	Ligt. cost. cor. Insertion
Hepburn (1892)	2. Rippe			
Sullivan and Osgood (1927)	1. Rippen- knorpel	caudale Obfl. d. Clavicula	Kapsel des Sterno- claviculargelenkes	1. Rippen- knorpel, <i>Proc.</i> <i>coracoides</i>
Sonntag (1924)		vorhanden		
Kallner	♂ fehlt beiderseits		Kapsel des Sternoclav- Gelenkes, knöcherner Teil der 1. Rippe, cau- dale Kante der Cla- vicula	<i>Proc. cora-</i> <i>coides</i> , caudale Kante der Clavicula
Kallner	♀ Ende des 1. Rippen- knochens	Caudale Fläche der Clavicula bis zur Tuberositas cora- coidea	knöcherner Teil der 1. Rippe, caudale Kante der Clavicula	<i>Proc. cora-</i> <i>coides</i>

M. sternoclavicularis

Der *M. sternoclavicularis* ist weder an den von mir seziierten Tieren vorhanden, noch konnte ich in der Literatur darüber Angaben finden. Nur Michaelis (1903) fand diesen Muskel, und zwar fand er ihn nur beim Orang. Er lag auf der oberen Seite der sternalen

Hälfte der Clavicula und entsprang an der „Incissura jugularis“ hinter dem M. sterno-cleido-mastoideus. Die Insertion war sehnig und lag an der Clavicula direkt über dem Ansatz des M. hyoclavicularis.

M. serratus lateralis (Abb. 1)

Der M. serratus lateralis ist ein dünner, flacher Muskel, der der Seitenfläche des Thorax anliegt und mit Zacken von den Rippen entspringt. Leider war das von mir sezierte Männchen in der Höhe des Diaphragmas durchschnitten. Den genauen Ursprung konnte ich daher nicht feststellen. Beim Weibchen entspringt der Muskel von der ersten bis zur zehnten Rippe, und zwar kommt von jeder Rippe ein Muskelbündel, mit Ausnahme der drei letzten Rippen, von denen ein gemeinsames Bündel kommt. Die einzelnen Zacken sind auf eine größere Strecke voneinander trennbar. Der Muskel dringt als breite Platte zwischen Brustwand und Schulterblatt und inseriert an der gesamten Länge der medianen Kante an der Innenseite der Scapula.

Die Anzahl der Rippen, von denen der M. serratus lateralis entspringt, ist eine wechselnde. Schück und Hepburn fanden den Ursprung an den oberen zehn Rippen, nach Kohlbrugge kann der Ursprung sogar bis zur zwölften Rippe reichen. Fick, Hepburn und Primrose konnten sogar Wirbelzacken nachweisen.

Die Innervation ist eine wechselnde. Beim Männchen wird der M. serratus von C₅, C₆ und C₇ versorgt. Kohlbrugge gibt C₅ und C₆ an, und Fick (1895) fand eine Versorgung von C₆, C₇ und C₈.

Der M. serratus lateralis zieht bei seiner Kontraktion die Scapula nach unten, die oberen Zacken können das Schulterblatt heben. Ist die Scapula fixiert, so können die Rippen gehoben werden, wodurch der Muskel inspiratorisch wirkt.

Tabelle 9 M. serratus lateralis

Autor	Ursprung	Zacken	Insertion
Hepburn (1892)	obere 10 Rippen		wie beim Menschen
Sullivan and Osgood (1927)	erste 11 Rippen	11	vertebrale Kante der Scapula
Kohlbrugge (1897)	Obere und untere Partie untere P.: 9., 10., 11. oder 12. Rippe		untere Partie; untere Ecke der Scapula
Schück (1912/13)	10 craniale Rippen	10	

Tabelle 9 (Fortsetzung)

Autor	Ursprung	Zacken	Insertion
Fick (1895 ff.)	Wirbelzacken	7	
Hepburn (1892)	Wirbelzacken		ganze Basis scapulae
Primrose (1899)	Wirbelzacken		ganze Basis scapulae
Kallner	♂ Rippen (?)		mediane Kante der Scapula
	♀ : 1. bis 10. Rippe (für die 3 letzten Rippen ein gemeinsames Bündel)	8	mediane Kante der Scapula

Dritte Gruppe: **Muskeln des Halses***Platysma*

Das *Platysma* ist ein etwa 1 mm starker Hautmuskel, der schon im Gesicht beginnt und Hals, Schulter und Kehlsack bedeckt. Es besteht aus parallelen Muskelfasern, die sich dort, wo die *Platysmata* der beiden Körperhälften zusammenstoßen, kreuzen und ineinander verflochten sind.

Das *Platysma* ist ein Rest des *Panniculus carnosus*, welcher bei den Säugern weit ausgedehnt vorkommt. Noch bei den *Prosimiae* hüllt dieser Hautmantel fast den ganzen Körper ein¹, ist beim Orang-Utan schon bedeutend schwächer ausgebildet und nimmt schließlich beim Menschen an Ausdehnung weiter ab.

Am Rücken reicht der Muskel ungefähr bis auf die Höhe des *Angulus caudalis scapulae*, auf der Brust geht er in die *Fascia pectoralis* über und erreicht bei dem von mir untersuchten Weibchen die erste, beim Männchen die 2. Rippe. Auch Fick fand das *Platysma* bis zur 2. Rippe reichend, bei dem von Michaelis untersuchten Tier reichte es sogar bis zur 3. Rippe. An der *Pars acromialis claviculae* inseriert das *Platysma* sehnig (vgl. Fick 1895 und Michaelis 1903).

Die Insertion an der *Clavicula* kann als Übergang eines Hautmuskels zu einem echten Skelettmuskel gedeutet werden.

Innerviert wird das *Platysma* wie beim Menschen vom N. *facialis*.

¹ Eigene, unveröffentlichte Untersuchungen an *Nycticebus coucang* und *Galago crassicaudatus*.

M. sternocleidomastoideus (Abb. 2, 3, 4, 5, 6, 8, 31)

Er ist ein kräftiger Muskel, der in schräger Richtung den Hals hinaufzieht, und variiert in seiner Ausbildung sehr stark; er kann einheitlich sein, was allerdings nur selten vorkommt. In der Literatur konnte ich darüber keine Angaben finden, an dem von mir untersuchten Weibchen ist der *M. sternocleidomastoideus* jedoch beiderseits eindeutig ungeteilt. Er entspringt muskulös vom medialen Ende der Clavicula, von der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes und vom Sternum. Der Muskel bleibt in seinem ganzen Verlauf ungefähr gleich breit und zieht unter dem Kehlsack hindurch.

In der Regel besitzt dieser Muskel zwei Köpfe, die zuweilen als *M. sternomastoideus* und *M. cleidomastoideus* vollkommen voneinander getrennt sein können (Cuvier, Duvernoy und Schüek). Schüek fand den Ursprung der Sternalportion sehnig am Manubrium sterni, die Insertion am Os occipitale in der Regio mastoidea. Die Clavicularportion entsprang muskulös an der Clavicula und inserierte dicht unter dem hinteren Kopf, dorsal vom Porus acusticus.

Häufig sind zwar zwei Köpfe vorhanden, die aber nicht getrennt bleiben, sondern sich bald vereinigen (vgl. Fick, Westling und Michaelis).

Beim untersuchten erwachsenen Männchen sind ebenfalls zwei Portionen vorhanden, die sich bald vereinigen.

Die Portio clavicularis soll sich nach Kohlbrugge (1897) bei allen Anthropoiden unter die Portio sternalis schieben und unter dieser enden, wie dies auch beim Menschen der Fall ist. Beim vorliegenden Orang-Männchen ist die rechte Seite wie eben beschrieben ausgebildet, auf der linken Seite dagegen ist die Portio clavicularis kräftiger als rechts und legt sich an die Portio sternalis an, um mit dieser an der Linea nuchalis supraterminalis zu inserieren. In diesem oberen Abschnitt ist eine Trennung in die beiden Portionen nicht mehr möglich.

Der Ursprung der Portio sternalis erfolgt durch eine sehr kurze Sehne am Manubrium sterni, während die Portio clavicularis mit einer weitaus breiteren und auch längeren Sehne am medialen Ende der Clavicula und an der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes entspringt.

Bald nach ihrem Ursprung vereinigen sich die beiden Portionen, und der Muskel zieht sich verbreitend unter der großen seitlichen Tasche des Kehlsackes hindurch und inseriert lateral vom Ursprung des *M. trapezius* an der Linea nuchalis supraterminalis des Hinterhauptes.

Es kann aber vorkommen, daß der *M. sternocleidomastoideus* sogar dreigeteilt ist. So fanden Sullivan and Osgood den ersten Ursprung am Manubrium sterni bis zur zweiten Rippe, den zweiten am cranialen Rand des Sternums und der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes und den dritten schließlich an der Clavicula und der Kapsel des Sternoclavicular-Gelenkes. Duvernoy wieder fand drei Portionen dadurch, daß die *Portio clavicularis* in zwei Teile geteilt war. Von einem ähnlichen Fall berichtet Vrolik. Er fand die *Portio sternalis* in zwei Sehnen geteilt. Außerdem zog bei dem von ihm bearbeiteten Orang die *Portio clavicularis* vom Acromion zum Querfortsatz des Epistropheus.

Bei dem von mir untersuchten Orang-Männchen ist der *M. sternocleidomastoideus*, wie schon erwähnt, asymmetrisch ausgebildet. Rechts schiebt sich die *Portio clavicularis* unter die *Portio sternalis* und endet unter dieser. Die linke *Portio clavicularis* ist kräftiger ausgebildet als die rechte und legt sich an die *Portio sternalis* an, um mit dieser an der *Linea nuchalis supraterminalis* zu inserieren.

Auch die Innervation kann gewissen Schwankungen unterliegen. Während beim Männchen der *M. sternocleidomastoideus* nur vom *N. accessorius* versorgt wird — gleiche Verhältnisse fand auch Schück (1912/13) — ist dies beim Weibchen nur auf der rechten Seite der Fall. Links wird die Nervenversorgung von *N. XI* und *C₂* besorgt. Auch beim Menschen ist die Innervation nicht konstant. Als Cervikalzuschuß werden am häufigsten *C₂* und *C₃* genannt. *C₄* scheint für den Menschen eine seltene Ausnahme zu sein (vgl. Eisler; Rauber-Kopsch).

Die Variationsbreite des *M. sternocleidomastoideus* ist eine beachtliche, kann doch der Muskel einheitlich sein, zwei Köpfe besitzen, die miteinander verwachsen sind, oder voneinander vollständig getrennt bleiben, oder es besteht der Muskel sogar aus drei Portionen. Das verschiedene Ausmaß der Trennung der Köpfe ist auch beim Menschen bekannt, weitgehende Trennung läßt sogar bis vier Köpfe unterscheiden.

Eine besonders stark abweichende Variation beschrieb Vrolik. An seinem Tier zog die *Portio clavicularis* vom Acromion zum Querfortsatz des Epistropheus.

Bei einseitiger Kontraktion des *M. sternocleidomastoideus* wird der Kopf nach der entgegengesetzten Richtung gedreht und dabei etwas geneigt. Werden aber beide Muskeln zur gleichen Zeit kontrahiert, so wird das Hinterhaupt nach vorne gezogen.

Tabelle 10 M. sternocleidomastoideus

Autor	Zahl der Köpfe	Insertion	Verbindung mit	Ursprung
Sullivan and Osgood (1927)	3	Proc. mastoideus, Linea nuchae superior	M. trapezius	1. Manubrium sterni bis zur 2. Rippe 2. cranialer Rand des Sternums und Kapsel des Sterno-clavic.-Gelenkes 3. Kapsel des Sterno-clavic.-Gelenkes
Bischoff (1870)	2	wie beim Menschen		
Cuvier (cit. Bischoff, 1870)	2 getrennt			
Fick (1895)	2 (unten verwachsen)			
Vrolik (1841)	3	Portio clav.: Querfortsatz des Epistropheus		P. clav.: Acromion P. stern.: in 2 Sehnen geteilt
Westling (1884)	2 (bald verwachsen)			
Michaelis (1903)	2 (bald verwachsen)	Proc. mastoideus		Sternum
Duvernoy (1855)	3			P. clavicularis in 2 Teile geteilt
Schück (1912/13)	2 (getrennt)	P. stern.: Os occipitale (Regio mastoidea) P. clav.: dorsal v. Forus occipitalis		P. stern.: Manubrium sterni P. clav.: Clavicula
Primrose (1899)	2 (verwachsen)	Proc. mastoideus		1. Manubrium sterni 2. inneres Viertel der Clavicula
Kallner	♀ 1 ♂ 2 (verwachsen)	Proc. mastoideus Linea nuchalis supraterminalis		{ mediales Ende der Clavicula, Kapsel des Sterno-clavic.-Gelenkes, Sternum Portio stern.: Manubrium sterni P. clav.: mediales Ende der Clavic., Kapsel des Sterno-clavic.-Gelenkes }

M. sternohyoideus

Der *M. sternohyoideus* entspringt beim Orang nur vom Sternum und nicht von der Clavicula; dies fanden auch Fick (1895), Kohlbrugge (1897), Brandes (1932) und Michaelis (1903).

M. omohyoideus (Abb. 4, 6)

Der *M. omohyoideus* muß beim Orang nicht vorhanden sein. Er fehlte z. B. an dem von Bischoff (1870) seziierten Tier, an dem von mir präparierten Weibchen fehlt er beiderseits, am Männchen fehlt er links, rechts ist er vorhanden. Gefunden haben diesen Muskel noch Fick (1895), Brandes (1932) und Michaelis (1903).

Die Zwischensehne, die beim Menschen den *M. omohyoideus* in einen Venter cranialis und einen Venter caudalis trennt, ist von keinem Autor gefunden worden, auch an den von mir untersuchten Tieren ist sie nicht vorhanden. Nur Michaelis (1903) sprach von zwei Bäuchen, von denen allerdings der Venter cranialis nur in Form einer Sehne vorhanden war.

Der *M. omohyoideus* der rechten Seite des Orang-Männchens entspringt wie beim Menschen am oberen Rand der Scapula und an der Wurzel des Processus coracoides. Er wendet sich dann medianwärts und aufwärts, wobei in seinem Verlauf gleichmäßig breit bleibt (beim Menschen nimmt er an Breite ab). Er schiebt sich unter den *M. sternocleidomastoideus* und inseriert schließlich am Zungenbeinkörper.

Die Tatsache, daß der *M. omohyoideus* beidseitig oder einseitig vorhanden sein oder vollständig fehlen kann, weist wieder auf die große Variationsbreite hin, die hier möglich ist. Auch beim Menschen ist der Muskel nicht konstant. Die Trennung durch eine Zwischensehne in zwei Bäuche ist zwar die Regel, als Abarten können aber einer oder beide Bäuche fehlen (Rauber-Kopsch, 1940).

Innerviert wird der *M. omohyoideus* (rechte Seite des Männchens) von C_2 und C_3 .

Funktion: Er zieht das Zungenbein abwärts.

Tabelle 11 *M. omohyoideus*

Autor	Ursprung	Insertion	Zwischensehne
Bischoff (1870)	fehlt		
Fick (1895)			keine
Brandes (1932)		Hyoidkörper	keine
Michaelis (1903)			Venter cranialis als Sehne und V. caudalis
Kallner	♀ fehlt ♂ fehlt links r.: oberer Rand der Scapula und Wurzel des Proc. corac.	Hyoidkörper	keine

II. Muskeln der Vorderextremität

Erste Gruppe: Muskeln der Schultergegend

M. deltoides (Abb. 1, 3, 5, 6, 7, 8, 31)

Der *M. deltoides* ist ein sehr kräftiger Muskel, der von der lateralen Hälfte der Clavicula als *Pars clavicularis*, vom vorderen Teil des Acromion als *Pars acromialis* und von der Spina scapulae als *Pars spinalis* entspringt.

Die *Pars acromialis* kommt nicht nur vom Acromion, sondern auch vom oberen Abschnitt der Spina scapulae. Der Muskel inseriert mit einer sehr kräftigen Endsehne an der Tuberositas deltoidea humeri, die Sehne ist aber oberflächlich durch ihre Bedeckung mit Muskelfasern nicht sichtbar.

Beim Männchen sind die einzelnen Portionen durch Furchen voneinander getrennt, wobei aber die Abgrenzung der *Pars clavicularis* von der *Pars acromialis* an diesem Exemplar nur sehr undeutlich ist. Die *Pars spinalis* hingegen ist deutlich vom übrigen Muskel getrennt, sie entspringt von der Spina scapulae nicht muskulös, sondern mit einer kurzen Sehne. Die *Pars acromialis* ist von einem oberflächlichen Sehnenspiegel bedeckt, der mächtiger als beim Menschen entwickelt ist.

Beim Weibchen entspringt die *Pars spinalis* nur zum geringen Teil von der Spina scapulae, hauptsächlich kommt sie von der Fascia infra spinam. Der Ursprung an der Spina scapulae ist beim Weibchen muskulös. Die einzelnen Portionen sind auf der rechten Seite nicht durch Furchen voneinander getrennt, links jedoch sind die Furchen vorhanden.

Denselben Ursprung und dieselbe Insertion fanden Sonntag und Sullivan and Osgood, letztere konnten den *M. deltoides* am proximalen Ende in drei Portionen trennen. Traill, Fick, Hepburn und Michaelis fanden den Muskel wie beim Menschen.

Saar beschrieb keinen *M. deltoides*, stellte aber in der Gegend des Deltamuskels folgende drei Muskeln fest: den *M. claviculo-humeralis*, den *M. acromio-humeralis* und den *M. spino-humeralis*. Der *M. acromio-humeralis* entsprang vom Acromion, vereinigte sich aber bald mit dem *M. claviculo-humeralis*, der fast von der ganzen Clavicula kam. Der *M. spino-humeralis* entsprang von der Spina scapulae und der Fascia infra spinam und zog zum Humerus. Saar bildete diese Verhältnisse nicht beim Orang ab, fand aber einen ähnlichen Fall beim Menschen (vgl. Abb. 31).

Diese drei Muskeln entsprechen meiner Meinung nach dem *M. deltoides*. Bei der Aufspaltung in drei Teile handelt es sich entweder um eine sehr seltene Varietät, oder es sind bei der Sektion

die einzelnen Bündel des M. deltoides durchtrennt und getrennt beschrieben worden. Dies wäre sehr leicht möglich, da der M. deltoides sehr grobfasrig ist und sich daher leicht aufspalten läßt. Dazu kommt noch, daß kleinere Gefäße, Rete acromiale, eben in dieser Gegend den M. deltoides durchtreten, wo nach Saar (1903) die Mm. acromio-humeralis und claviculo-humeralis aneinander stoßen (vgl. Pernkopf 1937, Bd. 1, 1. H. p. 210).

Bei dem von mir untersuchten Weibchen wird der Muskel vom N. axillaris und vom C₅ und C₆ versorgt. Ähnliche Verhältnisse fand Kohlbrugge (1897), jedoch eine weitere Versorgung vom C₄.

Funktion: Der M. deltoides kann den Oberarm nach vorne, nach oben und hinten ziehen.

Tabelle 12 M. deltoides

Autor	Ursprung	Zerfall in einzelne Teile	Insertion
Sonntag (1924)	lat. $\frac{1}{2}$ der Clavicula, Acromion, Spina scapulae, Fascia infra spinam	einheitlich	
Traill (1818)	wie beim Menschen		
Fick (1895)	wie beim Menschen		
Hepburn (1892)	wie beim Menschen		
Sullivan and Osgood (1927)	lat. Hälfte der Clavicula, Acromion, Spina scap., Fascia infra spinam	3 Teile	Humerus (Schaftmitte)
Michaelis (1903)	wie beim Menschen		
Kohlbrugge (1897)			
Kallner	♂ lat. Hälfte der Clavicula, vorderer Teil des Acromions, Spina scap. ♀ lat. Hälfte der Clavicula, vorderer Teil des Acromions, Spina scap.	3 Teile: P. clavicularis Pars. acromialis Pars. spinalis durch Furchen getrennt r.: die 3 Teile nicht durch Furchen getrennt l.: Furchen	Tuberositas deltoidea humeri Tuberositas deltoidea humeri
Saar (1903)	M. acromio-humeralis: Acromion M. claviculo-humeralis: Clavicula M. spino-humeralis: Spina scap. Fascia infra spinam		Humerus Crista tuberculi maioris, Humerus

M. supra spinam (Abb. 2, 3, 4, 9, 10)

Der *M. supra spinam* füllt die Fossa supra spinam und wird vom *M. trapezius* vollständig bedeckt. Er entspringt von den Wänden der Fossa supra spinam und der den Muskel bedeckenden Fascia supra spinam. Er zieht unter dem Acromion hinweg und inseriert mit einer Endsehne an der Kapsel des Schultergelenkes und am Tuberculum maius humeri.

Sullivan and Osgood (1927) fanden nur eine lose Verbindung mit dem Schultergelenk, bei den von Fick (1895) und Hepburn (1892) untersuchten Tieren war der *M. supra spinam* wie beim Menschen ausgebildet.

Der *M. supra spinam* wird vom *N. suprascapularis* versorgt.

Bei seiner Kontraktion hebt der Muskel den Humerus.

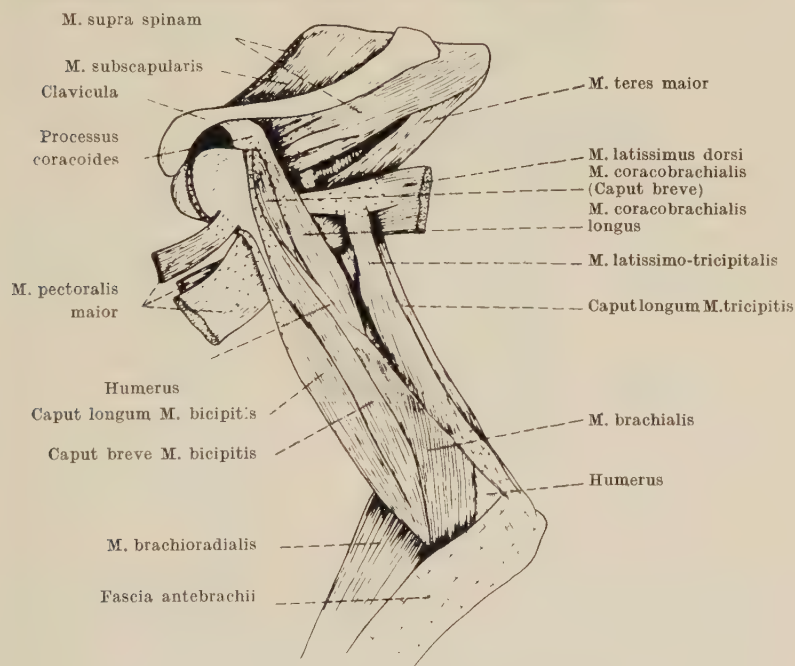


Abb. 10. Weibchen, rechter Oberarm, Innenseite.

Tabelle 13 *M. supra spinam*

Autor	Ursprung	Insertion
Sonntag (1924)		Tuberculum maius humeri
Fick (1895)	wie beim Menschen	
Hepburn (1892)	wie beim Menschen	
Sullivan and Osgood (1927)	Wände der Fossa supra spinam	Tuberculum maius humeri, nur lose Verbindung mit Schultergelenkscapsel
Kallner	(♂ und ♀) Wände der Fossa supra spinam, Fascia supra spinam	Kapsel des Schultergelenkes, Tub. maius humeri

M. infra spinam (Abb. 3, 9)

Der *M. infra spinam* füllt die *Fossa infra spinam scapulae* aus und wird dabei zum Teil vom *M. deltoides* und vom *M. trapezius* bedeckt. Lateral liegt er dem *M. teres maior*, dem *Caput longum M. tricipitis* und dem *M. teres minor* an, aber ohne mit letzterem verwachsen zu sein.

Eine Verbindung mit dem *M. teres minor* fand Michaelis, Sullivan and Osgood stellten sogar eine Verbindung mit den *Mm. teres maior et minor* fest. Auch beim Menschen kann als häufige Abart eine Vereinigung von *M. infra spinam* und *M. teres minor* vorkommen (Raubert-Kopsch 1940).

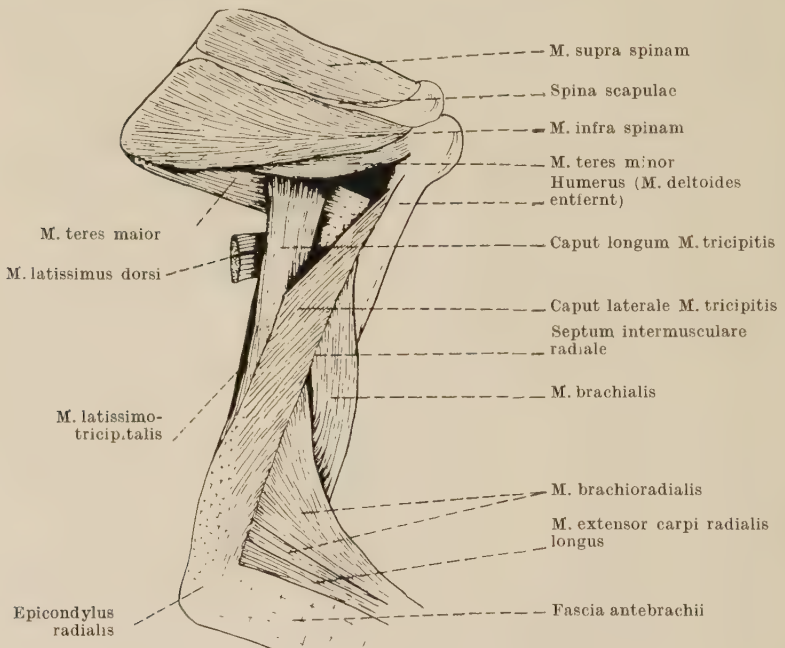


Abb. 9. Weibchen, rechter Oberarm, Außenseite.

Der *M. infra spinam* entspringt von einem Großteil der *Fossa infra spinam*, aber auch von der *Fascia infra spinam*, die den Muskel oberflächlich bedeckt. Außerdem kommt er auch vom caudalen Ende der *Spina scapulae*. Die Insertion erfolgt durch eine sehr kurze Sehne, die sich an der Unterseite des Muskels in einen kleinen, sehr flachen, oberflächlichen Sehnenspiegel fortsetzt und am *Tuberculum maius humeri* claviculärwärts von der Insertion des *M. teres minor*.

Beim Weibchen sind die Verhältnisse übereinstimmend wie beim oben beschriebenen Männchen, nur entspringt der Muskel von der ganzen Spina scapulae.

Der M. infra spinam wird vom N. suprascapularis versorgt und hat die Aufgabe, den Humerus auswärts zu rollen.

Tabelle 14 M. infra spinam

Autor	Ursprung	Verbunden mit	Insertion
Sonntag (1924)			Tuberculum maius humeri
Fick (1895)	wie beim Menschen		
Hepburn (1892)	wie beim Menschen		
Sullivan and Osgood (1927)	Großteil der Fossa infra spinam, Fascia infra spinam, Spina scapulae	M. teres maior, M. teres minor	Tuberculum maius humeri
Kohlbrugge (1897)	3 Portionen wie beim Menschen		
Michaelis (1903)		M. teres minor	
Kallner	♂ Fossa infra spinam, Fascia infra spinam, Spina scapulae (caudales Ende)		Tuberculum maius humeri
	♀ Fossa infra spinam, Fascia infra spinam, ganze Spina scap.		Tuberculum maius humeri

M. teres minor (Abb. 3, 9)

Der M. teres minor liegt größtenteils unter dem M. deltoides parallel zum M. infra spinam und berührt dabei das Caput longum M. tricipitis. Der Muskel entspringt am oberen Drittel des lateralen Randes und der dorsalen Fläche der Scapula und inseriert, ohne eine Endsehne auszubilden, am Tuberculum maius humeri. Beim Orang-Utan-Weibchen ist der M. teres minor sehr fest mit dem M. infra spinam verbunden. Diese Verbindung fanden auch Michaelis und Sonntag.

Der M. teres minor wird bei dem von mir untersuchten Weibchen vom N. axillaris versorgt, dasselbe fand auch Kohlbrugge.

Der M. teres minor hilft den Arm auswärts rollen.

Tabelle 15 *M. teres minor*

Autor	Ursprung	Verbunden mit	Insertion
Sonntag (1924)	lat. Hälfte des Achselrandes der Scapula	<i>M. infra spinam</i>	<i>Tuberculum maius</i>
Fick (1895)	wie beim Menschen		
Sullivan and Osgood (1927)	obere zwei Drittel des Achselrandes der Scapula		<i>Tuberculum maius</i>
Michaelis (1903)		<i>M. infra spin.</i>	
Kohlbrugge (1897)			<i>N. axillaris</i>
Kallner	♀ oberes Drittel des lat. Randes und der dorsalen Fläche der Scapula	<i>M. infra spin.</i>	<i>Tuberculum maius</i>
	♂ oberes Drittel des lat. Randes und der dorsalen Fläche der Scapula		<i>Tuberculum maius</i>

M. teres maior (Abb. 1, 3, 9, 10)

Der *M. teres maior* entspringt von einem kleinen Feld am distalen Viertel des lateralen Randes der Scapula und ist hier vom *M. infra spinam* nicht trennbar. Er zieht unter das *Caput longum M. tricipitis* und geht gemeinsam mit einem Teil des *M. latissimus dorsi* in eine Endsehne über, die an der *Spina tuberculi minoris humeri* ansetzt. Der caudale Abschnitt des Muskels wird beim Männchen größtenteils vom *M. latissimus dorsi* schraubig überlagert, cranial wird er vom *Caput longum M. tricipitis* bedeckt. Beim Weibchen dagegen fehlt diese schraubige Überlagerung, außerdem ist bei diesem Tier der *M. teres maior* an der Scapulakante mit dem *M. subscapularis* verwachsen.

Eine Verwachsung mit dem *M. infra spinam* am Ursprung, mit dem *M. latissimus dorsi* an der Insertion und mit dem *M. subscapularis* fanden auch Sullivan and Osgood, eine Verschmelzung mit den beiden erstgenannten Muskeln sah Sonntag. Fick bemerkte, daß etwa fünf Zentimeter vom Humerus entfernt zur Sehne des *M. teres maior* noch ein fleischiger Zuwachs vom *M. latissimus dorsi* kam. Diese Verbindungen mit dem *M. latissimus dorsi* können als Abarten auch beim Menschen vorkommen (Rauberkopsch, 1940).

Der *M. teres maior* wird bei dem von mir präparierten Orang-Weibchen von den Nn. subscapulares versorgt, dasselbe fand auch Kohlbrugge.

Bei seiner Kontraktion kann der *M. teres maior* den Oberarm nach innen rollen und nach rückwärts ziehen.

Tabelle 16 *M. teres maior*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbunden mit
Sonntag (1924)	mittleres Drittel der Achselkante der Scapula	Humerus	Ursprung m. <i>M. subscapularis</i> , Insertion m. <i>M. latissimus dorsi</i>
Hepburn (1892)	dors. Oberfläche und unterer Winkel der Scapula	Humerus (Innenseite der „Biceps-Rinne“)	
Sullivan and Osgood (1927)	unteres Drittel der axillaren Kante und dors. Oberfläche der Scapula	Humerus (dors. Kante der intertubercularen Rinne)	<i>M. infra spinam</i> <i>M. subscapularis</i> <i>M. latissimus dorsi</i>
Kohlbrugge (1897)			
Fick (1895)			<i>M. latissimus dorsi</i>
Kallner	♂ lat. Rand der Scapula	Spina tuberculi minoris humeri	<i>M. infra spinam</i> <i>M. latiss. dorsi</i>
	♀ lat. Rand der Scapula	Spina tuberculi minoris humeri	<i>M. infra spinam</i> , <i>M. latiss. dorsi</i> , <i>M. subscapularis</i>

M. subscapularis (Abb. 10)

Der *M. subscapularis* ist ein dicker, fleischiger Muskel, der von der Fossa subscapularis entspringt und diese vollständig erfüllt. Er zerfällt gegen den Humerus in einzelne Bündel. Sehnige Durchschnitte treten auf der rechten Seite des Orang-Weibchens nicht auf, links sind sie und ein oberflächlicher Sehnenspiegel vorhanden. Ein einzelnes loses Bündel, wie es Sullivan and Osgood fanden, fehlt. Der *M. subscapularis* inseriert mit einer Endsehne am Tuberculum minus humeri.

Sonntag (1924) und Fick (1895) fanden eine Verbindung mit dem *M. teres maior*.

Der *M. subscapularis* wird von den Nn. subscapulares innerviert (s. a. Kohlbrugge [1897]) und hat die Aufgabe, den Oberarm zu adduzieren.

Tabelle 17 *M. subscapularis*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbunden mit
Sonntag (1924)	Fossa subscapularis	Tuberculum minus humeri	<i>M. teres maior</i>
Fick (1895)			<i>M. teres maior</i>
Hepburn (1892)	wie beim Menschen		
Sullivan and Osgood (1927)	Fossa subscapularis	Tuberculum minus humeri	
Kallner	Fossa subscapularis	Tuberculum minus humeri	

Zweite Cruppe: Muskeln des Oberarmes

a) Vordere Gruppe: Flexoren

M. biceps brachii (Abb. 5, 6, 7, 8, 10, 15, 16)

Der *M. biceps brachii* besteht wie beim Menschen aus zwei Köpfen, nur Chudzinski (1874) fand bei fünf untersuchten Orangs zweimal einen dritten Kopf, der am Humerus befestigt war. Ein

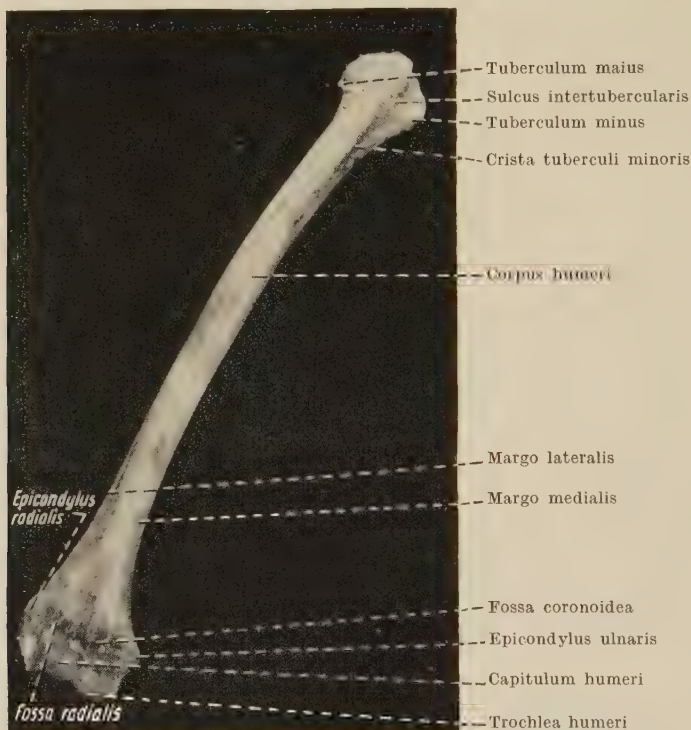


Abb. 11. Weibchen, rechter Humerus, von vorne.

dritter Kopf kann auch beim Menschen von den verschiedensten Punkten der Scapula und des Humerus kommen (vgl. Rauber-Kopsch, 1940). Bei den *Hylobatiden* ist dieser dritte Kopf immer vorhanden (Kohlbrugge, 1897).

Das *Caput longum* entspringt von der Basis des Processus coracoideus scapulae mit einer Sehne und tritt über dem Humeruskopf durch die Schultergelenkscapsel. Sullivan and Osgood fanden den Ursprung an der „Tuberositas supraglenoidalis scapulae“.

Die Sehne des *Caput breve* kommt vom Processus coracoides. Dieser kurze Kopf ist nicht mit dem M. coracobrachialis verbunden, wie dies Sullivan and Osgood fanden.

Die beiden Muskelbäuche vereinigen sich ungefähr in Ellbogenhöhe, es wird eine Endsehne ausgebildet, die etwas distal vom Tuberculum radii inseriert. Ein Lacertus fibrosus ist nicht ausgebildet.

Der M. biceps brachii wird vom N. musculo-cutaneus versorgt.

Funktion: der zweiköpfige Armmuskel ist ein kräftiger Flexor, er beugt durch seine Kontraktion den Vorderarm. Das Caput breve M. bicipitis adduziert den Arm, das Caput longum abduziert ihn.

Tabelle 18 M. biceps brachii

Autor	Köpfe	Ursprung	Lacertus fibrosus	Insertion
Sonntag (1924)	2		kein	Radius
Fick (1895)			kein	
Bischoff (1892)	wie beim Menschen			
Chudzinski (cit. Testut, 1884; cit. Kohlbrugge, 1897)	3 (bei 2 Tieren)			
Sullivan and Osgood (1927)	C. longum C. breve	Tuberositas supraglenoidalis scapulae Proc. corac. (untere Oberfl.)	kein	Tuberositas radii
Kallner	C. longum ♀ C. breve	Basis der Proc. corac. Proc. corac.	kein	unter dem Tuberculum radii

M. brachialis (Abb. 5, 6, 9, 10, 14, 15, 16, 17)

Der M. brachialis kann ein einheitlicher Muskel sein oder aus zwei, ja sogar drei Bündeln bestehen.

Einen ungeteilten Muskel fand Fick (1895). Das von Hepburn (1892) untersuchte Tier hatte den Muskel wie der Mensch ausgebildet, er scheint also ungeteilt gewesen zu sein. Allerdings kann der M. brachialis beim Menschen als Abart ebenfalls in zwei Bündel gespalten sein.

Einheitlich ist der Muskel auch auf der linken Seite des von mir präparierten Orang-Weibchens. Der Muskel entspringt hier an der unteren Hälfte des Humerus und am Ligamentum intermusculare internum. Er zieht unter dem M. brachioradialis zur Ulna, wo er unmittelbar unterhalb des Tuberculum ulnae inseriert. Die In-

sertion ist zur Hälfte sehnig, die Sehne liegt dem Muskel auf, und zur Hälfte ist sie muskulös.

Auf der rechten Seite dagegen spaltet sich kurz vor der Insertion ein zweites kleines, muskulöses Bündel ab.

Primrose fand nur einen Muskel, beschrieb aber einen kleinen getrennten Muskel, bei dem es sich augenscheinlich um eine selbständig gewordene zweite Portion des *M. brachialis* handelt.

Eine Teilung in einen schwächeren inneren und einen kräftigeren äußeren Kopf fand Michaelis. Sonntag stellte ebenfalls zwei Teile fest, davon entsprang der innere an der medianen Hälfte der Vorderseite des Humerus, und zwar etwas über der Insertion des *M. deltoideus*, außerdem war dieser Teil mit

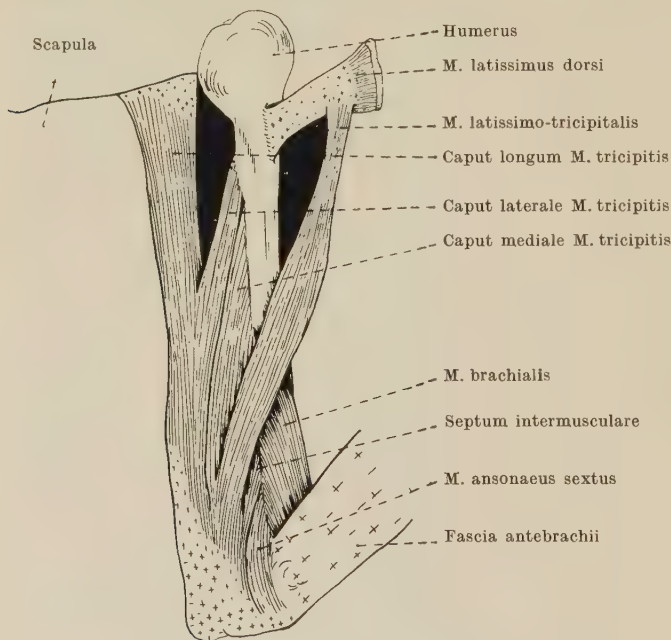


Abb. 14. Weibchen, linker Oberarm, Triceps-Gruppe.

dem *M. coracobrachialis* verbunden. Die äußere Portion kam von der lateralen Hälfte der Vorderseite des Humerus und breitete sich über der Insertion des *M. deltoideus* aus. Die beiden Teile vereinigten sich distal und inserierten an der Innenseite des *Processus coronoides ulnae*.

Sullivan and Osgood fanden eine noch weitgehendere Aufspaltung des *M. brachialis*. Das distale Ende des Muskels war in drei Teile zerlegt, in einen zentralen Teil, der vom mittleren Drittel des Humerus kam, in einen mittleren Teil, der vom *Ligamentum intermusculare internum* und vom Humerus kam, und schließlich in einen lateralen Teil, der ebenfalls vom *Ligamentum intermusculare internum* kam. Die Trennung dieser drei Teile war nicht scharf, die Insertion erfolgte normal am *Processus coronoides ulnae*.

Der *M. brachialis* wird vom *N. musculocutaneus* versorgt.

Der Aufspaltung des *M. brachialis* in zwei oder drei Bündel, oder dem Fehlen dieser Aufspaltungen messe ich keine funktionelle Bedeutung bei, da ja Ursprung und Insertion gleichbleiben und außerdem die Spaltung des Muskels eine unvollständige ist, so daß die Muskelgestalt selbst erhalten bleibt.

Bei seiner Kontraktion beugt der *M. brachialis* den Vorderarm.

Tabelle 19 *M. brachialis*

Autor	Teile	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Sonntag (1924)	innerer Teil äußerer Teil	Vorderseite der med. Hälfte des Humerus Vorderseite der lat. Hälfte des Humerus	Proc. corono- ides	<i>M. coracobrachialis</i>
Hepburn (1892)	wie beim Menschen			
Sullivan and Osgood (1927)	zentraler Teil mittlerer Teil lateral Teil	mittleres Drittel des Humerus Humerusschaft Lig. intermusculare int.	Proc. corono- ides	<i>M. pronator teres</i> (Ulnarer Kopf)
Fick (1895)	ein Teil			
Primrose (cit. Michaelis, 1903)	ein Teil, aber ein kleiner getrennter Muskel			
Michaelis (1903)	innerer Kopf schwächer äußerer Kopf stärker			
Kallner	l.: ein Teil r.: 2, kleines Bündel	untere Hälfte des Humerus, Lig. inter- muscularia int.	Tuberculum ulnae	

M. coracobrachialis (Abb. 8, 10)

Der *M. coracobrachialis* ist beim Orang fast immer geteilt.

Nur Sonntag beschrieb eindeutig einen ungeteilten Muskel, der gemeinsam mit dem *Caput breve M. bicipitis* vom *Processus coracoides scapulae* entsprang und am mittleren Drittel des Humerusschaftes inserierte. Fick, Traill (1818) und Bischoff fanden den Muskel wie beim Menschen. Allerdings ist mit der Bemerkung „wie beim Menschen“ noch kaum etwas über die Teilung des *M. coracobrachialis* gesagt. In der Regel tritt beim Menschen nämlich keine Spaltung ein, als Abarten können aber zwei oder drei *Mm. coracobrachiales* vorkommen, die *Mm. coracobrachiales brevis et longus* (Raubert-Kopsch, 1940).

Wood (1867) erklärte die verschiedene Ausbildung des *M. coracobrachialis* damit, daß der Muskel in seiner Anlage dreigeteilt ist, nämlich in den *M. coracobrachialis brevis*, den *M. coracobrachialis medius* und in den *M. coracobrachialis longus*. Der erstere inseriert am Humerus über der Sehne des *M. teres maior*, der zweite etwa in der Mitte des Humerus, und der letztere zieht zum unteren Abschnitt des Humerusschaftes. Die verschiedene Ausbildung des Muskels kommt nun dadurch zustande, daß verschiedene dieser drei Teile vorhanden sein oder fehlen können.

Church (1861/62) fand zwei dieser Komponenten extrem rudimentär, es war dadurch nur der *M. coracobrachialis medius* vorhanden (vgl. auch Sonntag, 1924). Meist sind aber nicht zwei Komponenten rudimentär, sondern nur eine. Es gibt daher zwei Möglichkeiten: entweder es fehlt der *M. coracobrachialis brevis* oder der *M. coracobrachialis medius*. Der häufigere Fall ist der erstere (vgl. Hepburn, 1892).

Bei dem von mir untersuchten Orang-Männchen sind ein *M. coracobrachialis medius* und ein *M. coracobrachialis longus* vorhanden. Der Muskel zieht unter und neben dem *Caput breve M. bicipitis* und entspringt mit einer sehr kurzen Sehne von der caudalen Spitze des *Processus coracoides*, von dem auch ein Teil des *Caput breve M. bicipitis* entspringt.

Der *M. coracobrachialis medius* inseriert an der Innenseite des Humerus in der Höhe der Insertion des *M. deltoideus*. An der Unterseite ist der Muskel von der Stelle an, wo die Trennung vom *Caput breve M. bicipitis* erfolgt, von einem oberflächlichen Sehnenspiegel bedeckt, der in Richtung der Insertion an Stärke zunimmt und schließlich die Anheftung am Humerus besorgt. Auf der rechten Körperhälfte zieht ein dünner sehniger Strang von der Basis des Gelenkskopfes des Humerus in die Gegend des *Caput longum M. bicipitis* zum Beginn des Sehnenspiegels an der Unterseite des *M. coracobrachialis medius*. Auf der linken Seite fehlt dieser sehnige Strang.

Auch der *M. coracobrachialis longus* ist vor der Insertion am Humerus an seiner Unterseite von einem Sehnenspiegel bedeckt. Der Ansatz erfolgt rechts distal von dem des *M. coracobrachialis medius*, links an der Endsehne des medianen Teiles.

Beim Orang kann aber auch der mediane Teil des *M. coracobrachialis* fehlen, so daß dann ein *M. coracobrachialis brevis* und ein *M. coracobrachialis longus* vorhanden sind. Aus der Literatur ist solch ein Fall unbekannt, es sind diese Verhältnisse aber eindeutig an dem von mir seziierten jungen Orang-Weibchen vorhanden.

Bei ihm sind die beiden *Mm. coracobrachialis* nicht getrennte Muskeln, sondern es handelt sich hier um einen Muskel mit zwei

Köpfen, dem *Caput breve* und dem *Caput longum*. Beide Köpfe entspringen von der caudalen Spitze des *Processus coracoides*. Das *Caput breve* liegt unter dem langen Kopf. Schon von seinem Ursprung an beginnt das *Caput breve* auf der rechten Seite am Humeruskopf und am Humerusschaft zu inserieren. Auf dieser Körperhälfte ist auch keine Verbindung und kein gemeinsamer Verlauf mit dem *Caput breve* *M. bicipitis* festzustellen. Links dagegen ist der *M. coracobrachialis longus* eine lange Strecke mit dem *Caput breve* *M. bicipitis* derart verwachsen, daß beide Muskeln eine sehr kräftige gemeinsame Sehne bilden. Der darunter liegende *M. coracobrachialis brevis* ist an der Ursprungsstelle mit dieser gemeinsamen Sehne verwachsen, trennt sich aber von dieser sofort und inseriert nur am Humerusschaft. Die beiden Köpfe verschmelzen etwas später als auf der rechten Seite.

Durch die verschiedene Ausbildung der dreigeteilten Anlage ist eine große Variationsbreite möglich. Es kann, wie oben genau beschrieben wurde, der *M. coracobrachialis* ungeteilt sein, d. h. es ist nur der mediale Teil ausgebildet, es können die *Mm. coracobrachiales medium et longus* vorhanden sein, oder es sind die *Mm. coracobrachiales brevis et longus* entwickelt. Die einzelnen Teile können voneinander vollständig oder auch nur teilweise getrennt sein. Sehr variabel ist auch die Verbindung mit dem *Caput breve* *M. bicipitis*, sie kann vorhanden sein oder fehlen, kann aber auch auf nur einer Körperseite vorhanden sein und auf der anderen fehlen.

Innerviert wird der *M. coracobrachialis* vom *N. musculocutaneus* (s. a. Kohlbrugge, 1897).

Seine Funktion besteht darin, den Oberarm zu adduzieren und ihn nach vorwärts zu heben. Eine Verbindung mit dem *Caput breve* *M. bicipitis* oder auch eine Verbindung mit dem *Caput longum* *M. bicipitis* unterstützt noch dieses Heben des Oberarmes.

Tabelle 20 *M. coracobrachialis*

Autor	Spaltungen	Insertion	Ursprung	Verbindung mit
Sonntag (1924)		Humerusschaft (mittleres Drittel)	Proc. coracoides scapulae (gemeinsam m. <i>Caput breve</i> <i>M. bic.</i>)	C. breve <i>M. bicip.</i> , <i>M. brachialis anticus</i>
Fick (1895) Bischoff (1870) Traill (1818)	wie beim Menschen			

Tabelle 20 (Fortsetzung)

Autor	Spaltungen	Insertion	Ursprung	Verbindung mit
Wood (cit. Hepburn, 1892)	3geteilt M. cor. brach. brevis (1) M. cor. brach. medius (2) M. cor. brach. longus (3)	Humerus über Sehne des M. teres maior Humerusmitte Humerusende, an Innenseite des Supracondyloides-Rückens		
Church (cit. Hepburn, 1892)	3geteilt, 2 rudimentär: M. cor. brach. medius erhalten			
Testut (cit. Kohlbrugge, 1897)	Spaltung			
Kohlbrugge (1897)			Proc. corac. scap. (oft verbunden mit C. breve M. bic.)	C. breve M.
Kallner	♂ 2geteilt: M. cor. brach. medius (2) M. cor. brach. longus (3)	Humerus (in Höhe des M. deltoides) rechts: Humerus (unter 2) links: an der Sehne des (2)	Proc. corac. scap.	Caput longum M. bicip. (rechts), C. breve M. bicip.
	♀ rechts: 2geteilt: M. cor. brach. brevis (1) M. cor. brach. longus (3) links: 2geteilt: M. cor. brach. brevis (1) M. cor. brach. longus (3)	Humeruskopf, Humerusschaft Humerusschaft nur Humerusschaft	caudale Spitze d. Proc. corac. caudale Spitze d. Proc. corac.	C. breve M. bicip. (links)

b) Hintere Gruppe: Flexoren

M. triceps und *M. anconaeus sextus* (Abb.: *M. triceps*: 1, 3, 9, 10, 14, 15, 16; *M. anconaeus sextus*: 14, 17)

Daß der *M. triceps* und der *M. anconaeus* gemeinsam besprochen werden, soll keineswegs vorwegnehmen, daß meiner Meinung nach diese beiden Muskeln Teile eines gespaltenen Muskels sind. In der Literatur wurden der *M. triceps* und der *M. anconaeus* aber immer

wieder als zusammengehörig oder nicht zusammengehörig bezeichnet. Will man nun diese Frage behandeln, so müssen immer wieder beide Muskeln angeführt werden. Darum erscheint es mir günstiger, sie gemeinsam zu besprechen.

Der Name „*M. anconeus sextus*“ scheint von Burmeister (cit. Murie and Mivart, 1872) auszugehen. Er nannte bei der Bearbeitung von *Tarsius spectrum* den *M. triceps* allgemein „*M. anconeus*“ und numerierte dann die einzelnen Köpfe, die seiner Meinung nach zu diesem Muskel gehörten. Und so nannte er z. B. den *M. latissimus tricipitalis* an fünfter und den *M. anconeus sextus* an sechster Stelle.

Bei dem von mir seziierten Orang-Weibchen besteht der *M. triceps* aus drei Köpfen, dem *Caput longum*, dem *Caput laterale* und dem *Caput mediale*. Daran schließt sich auf der rechten Seite der *M. anconaeus* an.

Das *Caput longum* entspringt mit einer sehr kurzen Sehne von der unteren axillaren Kante der Scapula und greift auch auf die Gelenkscapsel des Schultergelenkes über. Es zieht an der Außenseite des Oberarmes und verschmilzt ungefähr in halber Oberarmhöhe mit dem *Caput laterale* und geht dann in die kräftige Endsehne über, die am Olecranon ulnae ansetzt.

Das *Caput laterale* läuft ebenfalls an der Außenseite des Oberarmes und liegt dem *Caput longum* an. Es entspringt vom Humerusschaft, und zwar beginnt der Ursprung etwas unterhalb des „Halses“ und nimmt die drei distalen Viertel des Humerusschaftes ein.

Das *Caput mediale* zieht an der Innenseite des Oberarmes. Es entspringt muskulös vom zweiten, dritten und vierten Viertel des Humerusschaftes, wobei aber das distalste Stück des Humerus für den *M. anconaeus* bestimmt ist. Außerdem entspringt der mediale Kopf vom Ligamentum intermusculare, er verschmilzt mit dem aus dem *Caput laterale* und dem *Caput longum* gebildeten Teil. Etwas proximal dieser Verschmelzung verbindet sich das *Caput mediale* mit dem *M. latissimus-tricipitalis*.

Der *M. anconaeus* entspringt auf der linken Seite des von mir untersuchten Orang-Weibchens vom distalsten Abschnitt des Humerus und vom Ligamentum intermusculare. Er bildet keine Endsehne aus, seine Muskelfasern treten unmittelbar vor der Insertion des einheitlichen Muskelabschnittes des *M. triceps* am Olecranon ulnae in dessen kräftige Endsehne ein. Der *M. anconaeus* zieht auch etwas die Ulna herab.

Auf der linken Seite ist der *M. anconaeus* nicht als getrennter Muskel ausgebildet, sondern das *Caput mediale* zieht weiter herab und bleibt muskulös. Im Prinzip sind es dieselben Verhältnisse wie links, nur fehlt die Trennung von *M. anconaeus* und *Caput mediale M. tricipitis*.

Auch Eisler fand den *M. anconaeus* als einen Teil des *Caput mediale M. tricipitis*, und Hepburn beschrieb ihn als Fortsetzung des *M. triceps*.

Sullivan and Osgood (1927) fanden die üblichen drei *Triceps*-Köpfe und den *M. anconaeus*. Letzterer zog vom *Epicondylus radialis humeri* zum *Olecranon ulnae* und war vom *M. triceps* nicht vollkommen getrennt.

Einen *M. anconaeus* fanden auch Kohlbrugge und Testut; sie nannten ihn *M. epitrochleo anconeus*. Er war auch bei dem von Wood (1867) untersuchten Orang vorhanden, dagegen konnte Testut diesen Muskel nicht finden.

Der *M. triceps* kann auch mit anderen Muskeln verbunden sein. So fanden Michaelis und Primrose die auch beim Menschen als Abart vorkommende Verbindung des *Caput longum M. tricipitis* mit dem *Mm. teres maior et minor*.

Der *M. triceps* wird vom *N. radialis* innerviert, der *M. anconaeus* vom *N. ulnaris*. Bei dem von mir untersuchten Orang-Weibchen konnte ich den Eintritt des *N. ulnaris* in den *M. anconaeus* nicht sehen, jedoch ist ein Präparationsfehler nicht auszuschließen.

Wegen der verschiedenen Innervierung von *M. triceps* und *M. anconaeus* rechneten Kohlbrugge und Gegenbaur (1883) den *M. anconaeus* nicht zum *M. triceps*. Eisler wieder erklärte die Innervation durch ein Übergreifen des *N. ulnaris* auf das Innervationsgebiet des *N. radialis* und bezeichnete den *M. anconaeus* als einen Teil des *Caput mediale M. tricipitis*.

Ich selbst möchte mich keiner dieser Meinungen anschließen, denn die Argumente beider Meinungen sind berechtigt, und beide Fälle wären möglich. Wenn man auch den *M. triceps* und den *M. anconaeus* als zwei getrennte Muskeln ansieht, so kann man gewisse Beziehungen zwischen den beiden Muskeln wohl kaum leugnen. Rein topographisch gesehen, ist der *M. anconaeus* entweder ein Teil des *Caput mediale M. tricipitis* oder dessen Fortsetzung. Die Variationsbreite ist in dieser Beziehung ziemlich groß. Der *M. anconaeus* kann ganz fehlen, er kann vollständig mit dem *Caput mediale M. tricipitis* verwachsen sein, oder letzteres ist nur auf der einen Seite vorhanden, ersteres auf der anderen.

Der *M. triceps* ist ein kräftiger Strecker des Vorderarmes und ein Adductor des Oberarmes. Er kann durch das *Caput longum* auch den Oberarm strecken.

Tabelle 21 *M. triceps*

Autor	Zahl der Köpfe	Köpfe	Ursprung	Insertion
Trall (1818)		wie beim Menschen		
Fick (1895)		Caput mediale schwach		
Sullivan and Osgood (1927)	$\left. \begin{array}{l} 3 \\ 4 \\ 1 \end{array} \right\} +$	Caput longum C. laterale C. mediale M. anconeus (mit M. triceps verbunden)	ob Hälfte der axill. Kante der Scapula dors. Oberfläche des Humerusschaftes Humerusschaft und Ligt. intermusculae Epicondylus lateralis humeri	Olecranon ulnae und Fascia antebrachii Olecranon ulnae u. Ulna
Kohlbrugge (1897)		Caput longum M. epitrochleo anconeus	breiter als beim Menschen Epicondylus medialis humeri	Olecranon ulnae
Testut (cit. Kohlbrugge, 1897)		M. epitrochleo anconeus		
Michaelis (1903) und Primrose (cit. Michaelis, 1903)		C. longum verbunden mit Mm. teres maior et minor		
Hepburn (1892)		M. anconeus	Fortsetzung des M. triceps	
Wood (cit. Kohlbrugge, 1897)		M. anconeus gefunden		
Testut (cit. Kohlbrugge, 1897)		M. anconeus nicht gefunden		
Gegenbaur (cit. Kohlbrugge, 1897)				
Eisler (cit. Kohlbrugge, 1897)		M. anconeus ein Teil des C. mediale M. tricipitis		
Kallner	$\left. \begin{array}{l} 4 \\ \\ 4 \end{array} \right\} \varnothing$	links: C. longum C. laterale C. mediale M. anconaeus sextus rechts: C. mediale und M. anconaeus sextus	untere axill. Kante der Scapula, Gelenkkapsel des Schultergelenkes Humerusschaft (ab 2. Viertel) Humerusschaft (2., 3. und 4. Viertel) Ligt. intermusculare Humerus (unterer Abschnitt), Ligt. intermusculare verschmolzen	Olecranon ulnae

M. latissimo-tricipitalis (Abb. 1, 6, 7, 9, 10, 14)

Synonyma: *M. latissimo-tricipitalis*: Fick (1895), Schüek (1912/13)

M. dorso-epitrochlearis: Wood und Duvernoy (cit. Kohlbrugge, 1897), Miller (1932)

accessoire du grand dorsal: Broca (1869)

quatrième extenseur de l'avant-bras: Cuvier (1850/56)

chef postérieur du triceps: Milne-Edwards (1895)

M. omo-anconeus: Devis (cit. Fick, 1895)

M. latissimo-condyloideus: Bischoff (1870)

M. extensor cubiti: Naumann (cit. Schüek, 1912/13)

M. anconeus quintus: Burmeister (1846)

M. dorso-antibrachialis: Westling (1884)

M. latissimo-olecranal: Windle (cit. Schüek, 1912/13)

M. anconeus longus: Henle (cit. Rauber-Kopsch, 1940)

Der *M. latissimo-tricipitalis* hat wiederholt das Interesse der Anatomen geweckt und wurde entsprechend häufig untersucht. Eine Folge davon ist, daß für ihn in der Literatur die verschiedensten Namen zu finden sind. Ich habe die Synonyma, soweit ich sie gefunden habe, zusammengestellt. Ich selbst möchte bei der Bezeichnung „*M. latissimo tricipitalis*“ bleiben, die auch Fick (1895) und Schüek (1912/13) verwendet haben, da aus diesem Namen eindeutig die Beziehungen sowohl zum *M. latissimus dorsi* als auch zum *M. triceps* ersichtlich sind.

Der *M. latissimo-tricipitalis* ist ein beim Menschen in der Regel nicht vorkommender Muskel. Er kann aber auch ab und zu gefunden werden. Von solchen Funden berichteten Testut, Wood, Pozzi, Perrin, Champneys (cit. Schüek, 1912/13 und Kohlbrugge, 1897) und Chapman. Henle (cit. Rauber-Kopsch, 1940) fand ein accessorisches Bündel, den *M. anconeus longus*, das ebenfalls dem *M. latissimo-tricipitalis* entspricht. Solche accessorische Bündel kommen beim Menschen mit einer Häufigkeit von etwa 5 Prozent vor. Die accessorischen Bündel entspringen an der Sehne oder am Muskelfleisch des *M. latissimus dorsi* und inserieren an der Armfaszie, am *M. triceps*, am Humerus oder an der Fascia antibrachii (Rauber-Kopsch, 1940).

Bei Halbaffen¹ ist der *M. latissimo-tricipitalis* noch kräftiger als beim Orang ausgebildet. Der Muskel unterliegt also offenbar einer fortschreitenden Reduktion.

¹ Eigene Untersuchungen an *Nycticebus couang* und *Galago crassicaudatus*.

Der M. latissimo-tricipitalis ist ein bandförmiger Muskel, der von der Sehne des M. latissimus dorsi entspringt. Bei dem von mir untersuchten Männchen entspringt er noch vom Muskel, knapp bevor dieser in seine Sehne übergeht. Der M. latissimo-tricipitalis zieht zwischen dem lateralen und medianen Kopf des M. triceps brachii nach abwärts, inseriert am Ligamentum intermusculare und geht dann in das Caput mediale M. tricipitis über.

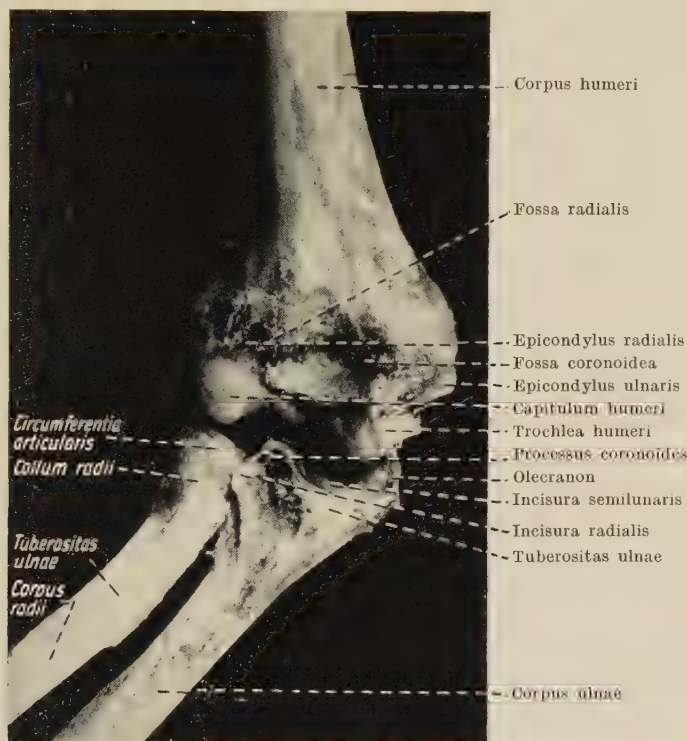


Abb. 12. Weibchen, rechtes Ellbogengelenk, von vorne.

Die Insertion kann, wie die Angaben in der Literatur zeigen, etwas variieren. Insertion nur am Ligamentum intermusculare fanden Hepburn und Sullivan and Osgood, Bisehoff sah den Ansatz am Ligamentum intermusculare und am Epicondylus ulnaris. Dasselbe konnte Fick auf der rechten Seite des Tieres feststellen, links dagegen inserierte der Muskel nur am Ligament.

Bei dem von Michaelis (1903) untersuchten Orang setzte der Muskel nur am Epicondylus ulnaris an, war aber mit dem M. triceps verbunden. Fick fand bei einem Tier den Ansatz des M. latissimo-tricipitalis am Ligamentum intermusculare und an der Hauptsehne des M. triceps. Cuvier (n. Kohl-

brugge, 1897) berichtet sogar von einem Fall, bei dem der *M. latissimo-tricipitalis* nur am *Olecranon ulnae* inserierte.

Duvernoy (1895) sah eine Verbindung zwischen dem *M. biceps* und dem *M. latissimo-tricipitalis*.

Innerviert wird der Muskel vom *N. radialis*.

Diese Innervation und auch der gemeinsame Verlauf des *M. latissimo-tricipitalis* und des *M. triceps* waren die Gründe dafür, daß Fick (1895), Michaelis (1903) und Schück (1912/13) den *M. latissimo-tricipitalis* dem *M. triceps* zurechneten, einer Meinung, der ich mich anschließe.

Funktion: Die Wirkung des *M. latissimo-tricipitalis* besteht darin, daß die Aktion des *M. latissimus dorsi* nach distal zu verbreitert wird, er wirkt also adduktorisch. Reicht der Muskel bis zum *Olecranon*, und das ist durch die Verbindung mit dem *M. triceps* der Fall, so kann er die Wirkung des *M. triceps* unterstützen. Er überträgt dann den Zug des *M. latissimus dorsi* bis an das distale Ende des Humerus und hat damit einen langen Hebelarm zur Verfügung. Ist der Arm gehoben, so beginnt er die Adduction und hilft so dem *M. latissimus dorsi*, der selbst nur einen kurzen Hebelarm besitzt (vgl. Schück). Außerdem verhindert der *M. latissimo-tricipitalis* auch eine Überstreckung des Schultergelenkes beim Hängen des Tieres (Michaelis).

Tabelle 22 *M. latissimo-tricipitalis*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit	Vorkommen beim Menschen
Hepburn (1892)	Sehne des <i>M. latissimus dorsi</i>	Sept. intermusc. int.	<i>M. latis. dorsi</i>	
Sullivan and Osgood (1927)	Sehne des <i>M. latissimus dorsi</i>	Sept. intermusc. int.	<i>M. latis. dorsi</i>	
Bischoff (1870)	Sehne des <i>M. latissimus dorsi</i>	Lig. intermusc. int. Condylus int. (= Epicondylus med.)	<i>M. latis. dorsi</i>	
Fick (1895)	Sehne des <i>M. latissimus dorsi</i>	Lig. intermusc. int. Hauptsehne des <i>M. triceps</i> 2. Tier: Lig. intermusc. int. (links) rechts: auch Condylus int.	<i>M. latis. dorsi</i> , <i>M. triceps</i>	
Kohlbrugge (1897)	Sehne des <i>M. latissimus dorsi</i>			
Cuvier (cit. Kohlbrugge, 1897)		Olecranon		

Tabelle 22 (Fortsetzung)

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit	Vorkommen beim Menschen
Duvernoy (cit. Kohlbrugge, 1897)			M. biceps	möglich
Chapman, Testut, Wood, Halbertsma, Bergmann, Pozzi, Perrin, Champneys (cit. Schück, 1912/13)				
Michaelis (1903)	Sehne des M. latissimus dorsi	Epicondylus ulnaris	M. latis. dorsi M. triceps	
Schück (1912/13)				
Kallner ♀ ♂	Sehne des M. latissimus dorsi Fleisch des M. latissimus dorsi	Lig. intermuscul. int.	Caput mediale M. tricipitis	
Rauber-Kopsch (1940) (Homo)				etwa 5 % Latissimus- sehne --- M. triceps

Dritte Gruppe: Muskeln des Vorderarmes

Die Muskeln des Vorderarmes bilden zwei große Gruppen, die vordere, ventrale Gruppe der Flexoren oder Beuger und die hintere, dorsale Gruppe der Extensoren oder Strecker. Bei beiden Gruppen habe ich zwischen einer oberflächlichen und einer tiefen Schichte unterschieden. Der Großteil dieser Muskeln dient zur Bewegung der Hand.

a) Vordere Gruppe: Flexoren

1. Oberflächliche Schichte

M. pronator teres (Abb. 16, 18, 19)

Der *M. pronator teres* ist beim Orang ebenso wie beim Menschen zweigeteilt; nur Kohlbrugge (1897) gibt an, daß der ulnare Kopf fehlen könne.

Bei dem von mir präparierten Weibchen besteht der *M. pronator teres* aus einem *Caput humerale* und einem *Caput ulnare*. Das *Caput*

ulnare ist fast zur Gänze von einem Sehnenspiegel bedeckt. Der Ursprung selbst ist muskulös und liegt am Ulnaschaft und der Tuberositas ulnae. Das *Caput humerale* entspringt vom Epicondylus ulnaris humeri. Der Ursprung ist zur Hälfte sehnig, zur Hälfte muskulös. Zwischen den beiden Köpfen verläuft der N. medianus, der den M. pronator teres innerviert. Caput ulnare und Caput humerale vereinigen sich, und der gemeinsame Muskelbauch inseriert muskulös an der lateralen Kante des Radius in dessen zweitem Viertel. Der Muskel erreicht knapp die Mitte des Unterarmes.

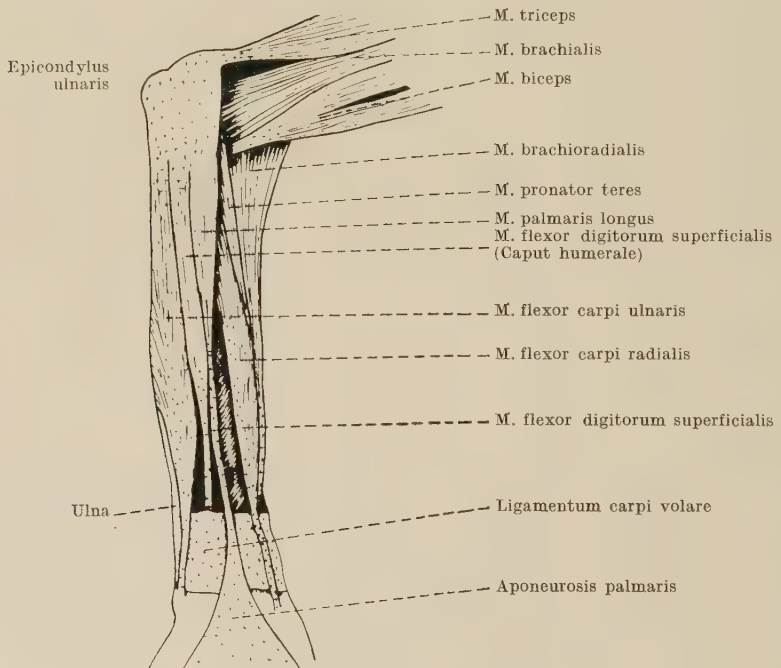


Abb. 16. Weibchen, linker Unterarm, oberflächliche Flexoren.

Dieselben Verhältnisse fanden auch Sonntag (1924) und Sullivan and Osgood (1927). Fick (1895) erwähnt, daß eine Trennung in zwei Köpfe vorhanden war, und Kohlbrugge berichtet von einem radialen und ulnaren Kopf. Das Caput humerale war bei ihm also nach distal verschoben. — Beim Menschen ist der M. pronator teres wie beim Orang zweigeteilt.

Bei seiner Kontraktion beugt das Caput humerale des M. pronator teres den Vorderarm. Das Caput ulnare dagegen hilft mit bei der Pronation des Vorderarmes.

Tabelle 23 *M. pronator teres*

Autor	Köpfe	Ursprung	Insertion
Sonntag (1924)	coronoider Kopf und condylarer Kopf		Radius (2. Fünftel)
Kohlbrugge (1897)	Caput radiale Caput ulnare (kann fehlen!)	Proc. coronoides	Radius
Fick (1895)	2		Radius
Sullivan and Osgood (1927)	2	Epicondylus ulnaris, Ulna	Radius (2. Viertel)
Kallner ♀	Caput humerale Caput ulnare	Epicondylus ulnaris Ulnaschaft, Tuberositas ulnae	Radius (2. Viertel)

M. flexor carpi radialis (Abb. 16)

Der *M. flexor carpi radialis* entspringt gemeinsam mit den anderen oberflächlichen Flexoren vom *Epicondylus ulnaris humeri*. Diese oberflächlichen Flexoren bilden an ihrem Ursprung dadurch eine gemeinsame Flexorenmasse, daß sie miteinander verwachsen sind. So ist der *M. flexor carpi radialis* mit dem *M. pronator teres* und dem *M. flexor digitorum superficialis* verwachsen. Durch ersteren ist er damit auch an der Ulna befestigt. Der Muskel entspringt aber auch fast von der ganzen Länge des Radiuschaftes.

Diese Ursprünge wurden von allen Autoren übereinstimmend gefunden mit Ausnahme von Primrose (1900). Er konnte den Ursprung vom Radius nicht finden. Accessorische Ursprünge vom Radius sind auch beim Menschen als Abart möglich (Rauber-Kopsch, 1940).

An dem von mir untersuchten Weibchen entsprang der *M. flexor carpi radialis* außerdem noch vom *Septum intermusculare*.

Etwas mehr variiert die Insertion des Muskels. Hepburn (1882) sah den Ansatz des Muskels an den Basen der zweiten und der dritten Metacarpalia, ebenso fand ihn Sonntag (1924). An der Basis des zweiten Metacarpale lag die Insertion bei den Tieren von Beddard (1893), Kohlbrugge (1897) und Sullivan and Osgood (1927). Ich selbst fand den Ansatz des *M. flexor carpi radialis* sogar an der Basis des ersten Metacarpale.

Der Muskel zieht durch ein eigenes Fach im *Ligamentum carpi volare* und wird vom *N. medianus* innerviert.

Der *M. flexor carpi radialis* kann durch seinen Ursprung vom Epicondylus ulnaris humeri etwas den Unterarm beugen. Eine weit- aus wichtigere Aufgabe aber ist das Beugen der Hand, die er auch radialwärts abduziert. Durch seinen Ursprung vom Radius und der Verbindung mit dem *M. pronator teres* kann er den Unterarm pronieren.

Tabelle 24 *M. flexor carpi radialis*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Sonntag (1924)	unterer Condylus des Humerus, Radius- schaft	Basis der 2. und 3. Metacarp.	<i>M. flexor dig. superfic.</i> <i>M. pronator teres</i>
Beddard (1893)		2. Metacarp.	
Hepburn (1892)		2. und 3. Metacarp.	
Kohlbrugge (1897)	Epicond. uln. hum., Radius	2. Metacarp.	
Fick (1895)	Epicond. uln., Radius		<i>M. flexor dig. superfic.</i> <i>M. pronator teres</i>
Michaelis (1903)	Epicond. uln., Radius		<i>M. pronator teres</i>
Primrose (1900)	nicht v. Radius		
Sullivan and Osgood (1927)	Humerus, Ulna, Radius	Basis 2. Metacarp.	<i>M. pronator teres</i> , gemeinsame Flexoren- masse
Kallner	Epicond. ulnaris, Sept. intermusc., Radiusschaft	Basis der 1. Metacarp.	gemeinsame Flexoren- masse

M. palmaris longus (Abb. 16)

Der *M. palmaris longus* variiert beim Orang sehr stark. Er kann ebenso wie beim Menschen (Rauber-Kopsch, 1940) und beim Gorilla (Michaelis, 1903, Bischoff, cit. Kohlbrugge, 1897) fehlen. So fand ihn z. B. Tyson (cit. Traill, 1818) nicht, und bei Traill's Orang war er nur auf einer Seite vorhanden.

Ist der Muskel aber vorhanden, so kann er, wie es normalerweise beim Menschen der Fall ist, ungegliedert sein und vom Epicondylus ulnaris humeri und von der Fascia antebrachii kommen. Er ist am Ursprung ein Teil der gemeinsamen Flexorenmasse und zieht dann mit einer langen Sehne zur Hohlhand. Diese Sehne zieht über das Ligamentum carpi volare und über das Ligamentum carpi transversum, um sich dann fächerförmig zur Aponeurosis palmaris auszu- breiten. Dies ist nicht nur bei dem von mir präparierten Weibchen

der Fall, sondern auch Hepburn (1892), Primrose (1900), Sonntag (1924) und Sullivan and Osgood (1927) fanden den *M. palmaris longus* wie oben beschrieben.

Dieser Muskel muß aber nicht ungeteilt sein, er kann auch in zwei oder drei Stränge zerfallen. So fand Fick (1895) den Muskel doppelt gefiedert, dessen Sehne teilte sich dann in drei divergierende Stränge. Einer davon strahlte in die Palmaraponeurose aus, einer zog zum *M. abductor pollicis brevis*, und der tiefste Teil lief zum *M. flexor digiti minimi*. Dieselben Verhältnisse fand Michaelis (1903) auf der linken Seite eines Orang-Weibchens, rechts dagegen fehlte die tiefste Portion, die zum *M. flexor digiti minimi* zog.

Die Variationsbreite des *M. palmaris longus* ist groß. Der Muskel kann beidseitig fehlen, er kann nur auf einer Körperhälfte vorhanden sein, ist er vorhanden, so kann er ungeteilt, zweigeteilt oder dreigeteilt sein.

Bei dem von mir untersuchten Weibchen wird der Muskel vom *N. medianus* versorgt.

Bei seiner Kontraktion beugt der *M. palmaris longus* die Hand und spannt die Palmaraponeurose.

Tabelle 25 *M. palmaris longus*

Autor	Teilungen	Insertion	Ursprung	Verbindung mit
Sonntag (1924)	wie beim Menschen			
Traill (1818)	fehlt auf einer Seite			
Tyson (cit. Traill, 1818)	fehlt beiderseits			
Kohlbrugge (1897)	vorhanden			
Fick (1895)	3 Stränge	1) Palmaraponeurose 2) <i>M. abductor pollicis brevis</i> 3) <i>M. flexor digiti minimi</i>		
Michaelis (1903)	2 bzw. 3 Stränge	links: 1), 2), 3) wie Fick rechts: 3) fehlt		
Hepburn (1892)	wie beim Menschen			
Primrose (1900)		Palmaraponeurose	Epicondylus uln., Fascia antebrachii	gemeinsame Flexorenmasse
Sullivan and Osgood (1927)		Palmaraponeurose	Epicondylus uln., Fascia antebrachii	gemeinsame Flexorenmasse
Kallner	keine	Palmaraponeurose	Epicondylus uln., Fascia antebrachii	<i>M. pronator teres</i> , gemeinsame Flexorenmasse

M. flexor digitorum superficialis (Abb. 16, 19, 21)

Der *M. flexor digitorum superficialis* entspringt mit der gemeinsamen Flexorenmasse muskulös vom Epicondylus ulnaris humeri, vom Gelenkskopf und dem Schaft des Radius und vom Septum intermusculare. Von diesem Teil des Muskels spalten sich dann vier Muskelbäuche ab, deren Sehnen zur Basis der mittleren Glieder des

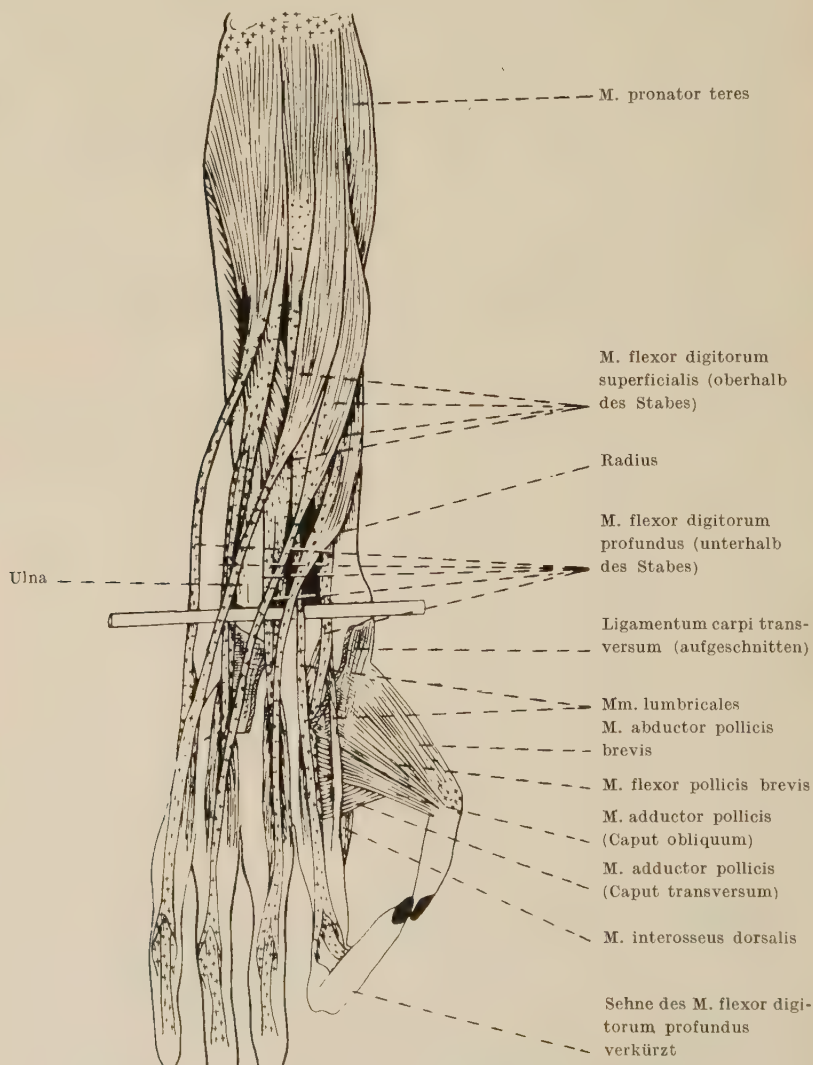


Abb. 19. Weibchen, linker Unterarm und Hand, Gruppe der *Mm. flexores digitorum profundus et superficialis*, Muskeln und Sehnen ausgebreitet.

zweiten bis fünften Fingers ziehen. Die Abspaltung der vier Köpfe erfolgt nicht zugleich.

Der erste Kopf trennt sich sehr bald nach der gemeinsamen Insertion an der ulnaren Seite ab. Auffallend ist eine Zwischensehne, die auch von Champneys (1872), Gratiolet und Alix (1866) und Sutton (1883) gefunden wurde und nach Kohlbrugge (1897) auch beim Menschen vorkommen kann. Die Sehne dieses ersten Kopfes zieht unter den Sehnen der drei anderen Köpfe, aber über denen des *M. flexor digitorum profundus* zum zweiten Finger.

Der zweite Kopf, der sich etwas später als der erste abspaltet, zieht mit einer langen Endsehne zum fünften Finger.

Die dritte Portion geht mit ihrer Sehne zum vierten Finger, und der vierte sich zuletzt abspaltende Teil heftet sich an das Septum intermusculare und den Radiusschaft und zieht zum dritten Finger.

In der Höhe der Basis der ersten Fingerglieder spaltet sich jede der vier Sehnen, so daß ein Schlitz, der Hiatus tendineus der Sublimissehne, entsteht, durch den je eine Sehne des *M. flexor digitorum profundus* zieht. Sie verläuft also von diesem Durchtritt an nicht mehr unter, sondern oberhalb der Sehne des *M. flexor digitorum superficialis*. Nach der Spaltbildung schließt sich diese Öffnung wieder, die Sehne inseriert dann an der Basis des mittleren Fingergliedes.

Die Trennung in eine oberflächliche, und eine tiefere Lage ist bei dem von mir untersuchten Tier am Ursprung noch nicht zu erkennen, Fick (1895) jedoch sah diese Trennung schon am Ursprung.

Die Lage der einzelnen Portionen zueinander kann verschieden sein. Fick (1895) und Hepburn (1892) fanden wie ich die Bündel für den vierten und fünften Finger oberflächlich, Duvernoy (1855) dagegen die für den zweiten und fünften Finger.

Aber nicht nur die Lage der einzelnen Teile zueinander variiert, sondern auch der Grad der Trennung wechselt, was auch vom Menschen bekannt ist. So fand z. B. Michaelis (1903) auf der rechten Seite die übliche Spaltung in die vier Sehnen. Links waren dagegen nur drei Sehnen vorhanden, je eine für den zweiten, dritten und vierten Finger. Der Beuger des fünften Fingers war vollständig isoliert und mit dem *M. flexor carpi ulnaris* verwachsen. Sullivan and Osgood (1927) wieder sahen das Bündel für den zweiten Finger ohne Zusammenhang mit der gemeinsamen Flexorenmasse.

Der Ursprung weist ebenfalls gewisse Variationen auf. So werden z. B. außer den Ursprüngen am *Epicondylus ulnaris humeri* noch solche vom *Processus coronoideus ulnae* genannt. Diesen ulnaren Ur-

sprung fanden Kohlbrugge (1897), Michaelis (1903), Primrose (1900) und Sonntag (1924). Ich konnte zwar keinen Ursprung vom Processus coronoides finden, dafür aber einen vom Gelenkskopf des Radius. Es wäre denkbar, daß es sich dabei nur um eine seitliche Verschiebung des ulnaren Ursprunges handelt.

Weitere Ursprünge finden sich am Radius, die aber fehlen können, wie z. B. Duvernoy (1855) angibt.

Eine Anheftung am Septum intermusculare, wie bei dem von mir untersuchten Weibchen fand auch Kohlbrugge (1897).

Wood (1867) und Testut (1884) sahen eine Verbindung zwischen den Mm. flexor digitorum superficialis et profundus. Diese Verbindung hat Hepburn (1892) gesucht, aber nicht gefunden, auch bei dem von mir präparierten Tier fehlt sie. Beim Menschen tritt diese Verbindung kaum auf, und deshalb meinte Testut, diese beiden Flexoren seien beim Menschen selbständiger als beim Orang.

Der M. flexor digitorum superficialis wird bei dem mir zur Verfügung stehenden Weibchen, vom N. medianus versorgt.

Er beugt die mittleren Glieder des zweiten bis fünften Fingers und spielt dadurch eine große Rolle beim Klettern. Bei der Beobachtung der lebenden Orangs im Tiergarten Schönbrunn konnte ich immer wieder feststellen, daß die Tiere beim Hänge- und beim Schwingklettern nur sehr selten die ganze Hand benützen. Meist werden nur der zweite bis fünfte Finger am Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Glied abgewinkelt, und die so abgewinkelten Fingerspitzen haken die Tiere dann in die Gitterstäbe ein. Ein Tier kann sogar längere Zeit an der abgebeugten Fingerspitze nur eines einzigen Fingers hängen. Der M. flexor digitorum superficialis muß also sehr kräftig sein. — Durch seinen Ursprung vom Epicondylus ulnaris humeri hilft der Muskel auch mit, den Vorderarm zu beugen.

Tabelle 26 M. flexor digitorum superficialis

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Sonntag (1924)	Proc.-coronoides, Epicondylus uln., Radius	2. bis 5. Finger	
Kohlbrugge (1897)	Proc. coronoides, Epicondylus uln., Radius, Sept. intermusc.		
Wood (1867) Testut (1884)			M. flexor dig. profundus
Duvernoy (1855)	nicht vom Radius		

Tabelle 26 (Fortsetzung)

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Langer (1879), Duvernoy (1855)			M. flexor carpi ulnaris
Chapman (1880)	wie beim Menschen		
Fick (1895)	Epicondylus uln., Radius		
Michaelis (1903)	Epicondylus uln., Proc. coronoides getrennt v. Epicond. uln.	rechts: 2. bis 5. Finger links: 2. bis 4. Finger 5. Finger	M. flexor carpi ulnaris
Primrose (1900)	Epicondylus uln., Sept. intermusc., Proc. coronoides, Olecranon, Linea obliqua radii	2. bis 5. Finger	M. flexor carpi radialis
Sullivan and Osgood (1927)	Epicondylus uln.	mittl. Fingerglied des 2. bis 5. Fingers	gemeinsame Flexoren- masse
Kallner	Epicondylus uln., Gelenks- kopf des Radius, Sept. intermusc.	mittl. Fingerglied des 2. bis 5. Fingers	gemeinsame Flexoren- masse

M. flexor carpi ulnaris (Abb. 16)

Der M. flexor carpi ulnaris kann wie beim Menschen in zwei Köpfe zerfallen (vgl. Sonntag 1924). Michaelis (1903) gibt an, daß der Muskel wie beim Menschen ausgebildet war, hat also wahrscheinlich auch zwei Köpfe gesehen.

Die Spaltung in zwei Köpfe muß aber nicht immer auftreten, der Muskel kann auch einheitlich sein. So sahen Sullivan and Osgood (1927) den Ursprung an der medialen Kante des Olecranon ulnae und mittels der Fascia antebrachii auch an der dorsalen und medialen Kante der Ulna nahe ihres distalen Endes. Die Fascia antebrachii verbindet nach Sullivan and Osgood den M. brachioradialis mit dem M. flexor carpi ulnaris; es ist also nur eine Portion vorhanden. Dieselben Verhältnisse fanden sich bei dem von mir untersuchten Weibchen, nur fehlte diesem nicht der humerale Ursprung. Der Muskel entspringt nämlich vom Epicondylus ulnaris humeri, vom Septum intermusculare und vom mittleren Drittel der Ulna. Die Insertion des M. flexor carpi ulnaris liegt am Os pisiforme.

Innerviert wird der Muskel vom N. ulnaris.

Es ist also eine gewisse Variationsbreite des M. flexor carpi ulnaris vorhanden. Der Muskel kann, muß aber nicht, in ein Caput humerale

und ein Caput ulnare zerfallen. Ist keine Trennung vorhanden, so kann der humerale Ursprung trotzdem erhalten sein, so daß man den Eindruck hat, die beiden Teile seien miteinander verschmolzen, oder der Ursprung begänne erst am Olecranon ulnae. Vielleicht fehlt in diesem Fall das Caput humerale.

Der M. flexor carpi ulnaris abduziert die Hand und beugt sie. Er hilft auch durch seinen Ursprung vom Epicondylus ulnaris humeri mit, den Unterarm zu beugen.

Tabelle 27 M. flexor carpi ulnaris

Autor	Köpfe	Ursprung	Insertion	verbunden mit
Sonntag (1924)	Caput humerale Caput ulnare	Epicondylus ulnaris Olecranon ulnae	Os pisiforme	M. flexor dig. superficialis
Michaelis (1903)	wie beim Menschen			
Sullivan and Osgood (1927)		Olecranon, Fascia antebrachii		
Kallner	1	Epicondylus ulnaris Sept. intermusc., Ulna	Os pisiforme	gemeinsame Flexorenmasse

2. Tiefe Schichte

M. flexor pollicis longus (Abb. 27, 28, 29, 30)

Bei dem von mir untersuchten Weibchen fehlt dieser Muskel auf beiden Seiten. Auch Michaelis (1903) und Chapman (1880) konnten ihn nicht finden.

Verschiedentlich wird aber das Vorhandensein dieses Muskels angegeben, und zwar als ein Kopf des M. flexor digitorum prof. Kohlbrugge (1897) meinte, die beiden Muskeln würden zusammengehören, könnten aber bei einer stärkeren Entwicklung des Daumens getrennt sein. Traill (1818) fand, daß der M. flex. poll. long. eher ein Teil des M. flexor digit. prof. sei als ein separater Muskel. Auch Vrolik (1841) sah den Muskel vom M. flex. digit. prof. ausgehen. Eine abweichende Ausbildung gibt Primrose (1900) an, der den M. flex. digit. prof. aus drei Teilen bestehend fand. Ein Teil zog von der „Fascies anterior radii“ und der Membrana interossea zum zweiten Finger; dieses Bündel entspricht nach Michaelis dem M. flex. poll. longus.

Westling (1900) fand die Sehne am Metacarpal-phalangeal-Gelenk und Gratiolet (1866) sowie Langer (1879) sahen eine Verbindung mit dem M. adductor pollicis.

Der *M. flexor pollicis longus* ist, wenn überhaupt vorhanden, weit- aus schwächer ausgebildet als beim Menschen. Die Tiere, die ich im Tiergarten Schönbrunn beobachten konnte, benützten beim Greifen und Klettern nicht den Daumen; der erste Finger steht immer ge- streckt seitlich ab (Abb. 27). Auch beim Aufstützen der Arme bzw. Hände am Boden (Abb. 28, 29) und beim zweibeinigen Gehen auf den Hinterextremitäten mit erho- benen Armen (Abb. 30) ist der Dau- men immer gerade weggestreckt. (Dies ist auch bei dem einleitend erwähnten Film über das vier- füßige Gehen beim Orang sehr gut zu sehen.) Das Tier kann offenbar das letzte Daumenglied nicht beu- gen, weil, wie ich annehmen muß, der lange Daumenbeuger nicht vorhanden bzw. so geringfügig ausgebildet ist, daß er nicht oder kaum mehr benützt werden kann.



Abb. 27

Orang-Männchen „Emil“, Unterarm und Hand beim Klettern auf einer Gitterwand, Daumen- haltung.

Tabelle 28 *M. flexor pollicis longus*

Autor	verbunden mit	Ursprung	Insertion
Michaelis (1903)	fehlt	<i>M. flexor pollicis proprius</i> <i>M. adduct. poll.</i>	2. Finger
Primrose (1900)	<i>M. flexor dig. prof.</i>	Membrana interossea, Radius	2. Finger
Westling (1884)		Metacarpal-phalangeal-Gelenk	
Gratiolet (1866), Langer (1879)	<i>M. adductor poll.</i>		
Vrolik (1841)		<i>M. flexor dig. prof.</i>	
Hepburn, Cuvier, Sandifort (cit. Kohlbrugge, 1897)		Radius	
Traill (1818)	<i>M. flexor dig. prof.</i>		
Chapman (1880)	fehlt		
Kallner	fehlt		

M. flexor digitorum profundus (Abb. 19, 21)

Der *M. flexor digitorum profundus* bildet bei dem von mir untersuchten Weibchen vier Köpfe aus, von denen zwei wieder unterteilt sind. Man könnte auch von zwei radialen und zwei ulnaren Köpfen sprechen, wobei aber der erste ulnare Kopf auch vom Radius und der Membrana interossea entspringt.

Aus der am weitesten radial liegenden Portion, die vom Radius und der Membrana interossea entspringt, bildet sich eine sehr kräftige Sehne, die zum zweiten Finger zieht. Diese Sehne ist auf der linken Seite verkürzt, wodurch sich die Sehne des *M. flexor digitorum*

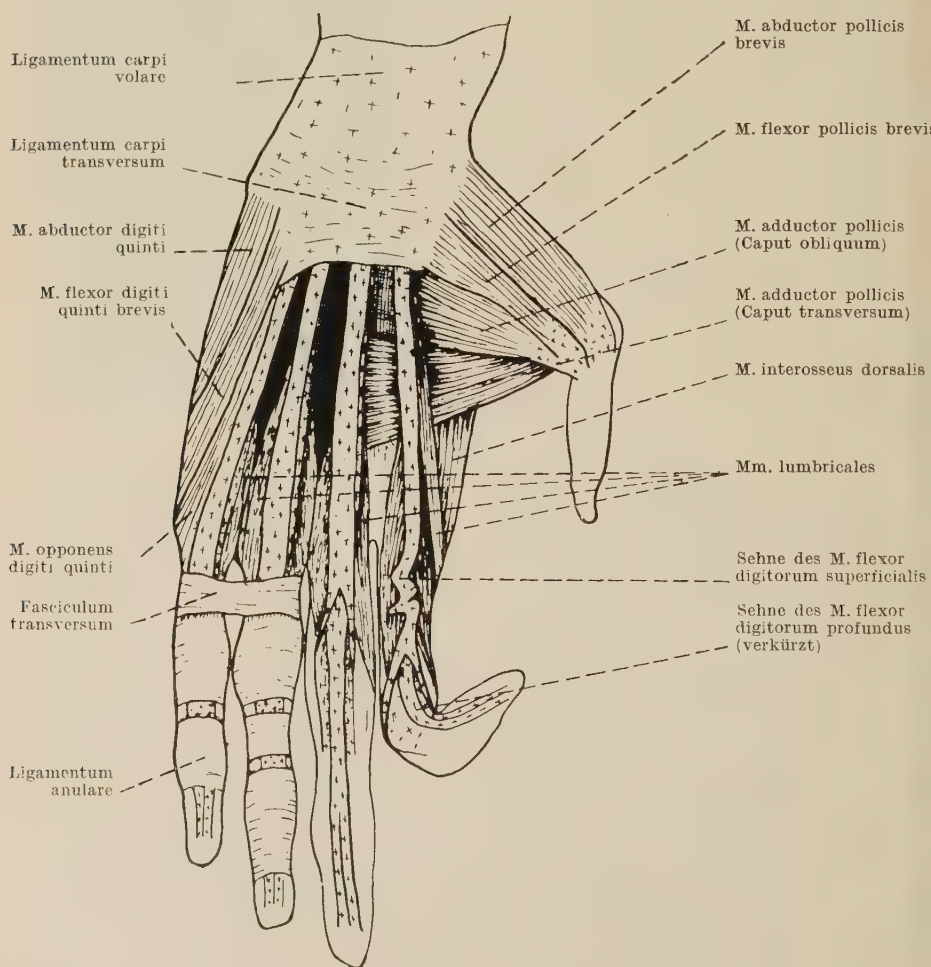


Abb. 21. Weibchen, linke Hohlhand, Aponeurosis palmaris entfernt.

superficialis in einige Windungen legen muß, außerdem ist der Finger gebeugt und kann nur schwer gestreckt werden. Obwohl keine Narbe sichtbar war, ist doch anzunehmen, daß die Verkürzung dieser Sehne von einer Verletzung stammt.

Die zweite radiale Portion entspringt nur in ihrem untersten Abschnitt vom Radius, die übrigen Teile kommen von der Membrana interossea und proximal sogar von der Ulna. Dieser Kopf bildet zwei Sehnen aus, die aber schließlich zu einer Endsehne verschmelzen, die zur Basis des Endgliedes des dritten Fingers zieht.

Auch die ulnare Portion besteht aus zwei Köpfen. Von einer mächtigeren Portion spaltet sich oberflächlich ein kleiner Muskelbauch ab, der sehr bald in eine Sehne übergeht, die zum fünften Finger zieht.

Der schon erwähnte mächtigere Kopf der ulnaren Portion bildet ebenfalls zwei Sehnen aus, die aber ungefähr in halber Höhe der Hohlhand verschmelzen. Diese vereinigte Sehne zieht dann zum vierten Finger.

Die Insertion an den Fingern erfolgt immer an den Basen der Endphalangen.

Von den Sehnen des *M. flexor digitorum profundus* entspringen wie beim Menschen die *Mm. lumbricales*.

Der *M. flex. digit. prof.* ist immer in verschiedene Portionen geteilt, die Art der Teilung wechselt aber. Bei dem von mir untersuchten Weibchen sind vier Portionen vorhanden, Primrose (1900) fand deren drei. Ein Faszikel zog von der „Fascies anterior, medialis und posterior ulnae“ und dem Olecranon zum vierten und fünften Finger, das zweite Bündel lief von der „Fascies anterior ulnae“, dem Processus coronoides und der Membrana interossea zum dritten Finger. Der dritte Teil schließlich zog von der „Fascies anterior radii“ und der Membrana interossea zum zweiten Finger. Dieses letzte Bündel bezeichnete Michaelis (1903) als reduzierten *M. flexor pollicis longus*. Um letzteren dürfte es sich auch bei dem von Kohlbrugge (1897) als Pars radialis des *M. flexor digitorum profundus* beschriebenen Muskelteil handeln. Er zog zum ersten und zweiten Finger. Michaelis (1903) fand eine Trennung in eine oberflächliche Portion, die Sehnen zum vierten und fünften Finger schickte, und in eine tiefere Portion für den dritten Finger.

Die möglicherweise vorhandene Zusammengehörigkeit des *M. flexor digitorum profundus* mit dem *M. flexor pollicis longus* ist schon besprochen worden (s. S. 616).

Der Muskel wird vom *N. medianus* und vom *N. ulnaris* versorgt. Er beugt die Endglieder jener Finger, zu denen er Sehnen entsendet, bei dem von mir untersuchten Weibchen also beugt er die Endglieder des zweiten bis fünften Fingers. Die Wirkung dieses Muskels

muß eine sehr kräftige sein, denn ich konnte wiederholt beobachten, daß beim Hängeklettern nur das oberste Fingerglied zum Einhaken in die Gitterstäbe benützt wurde. Die Tiere konnten auch längere Zeit nur am letzten Fingerglied bloß eines einzigen Fingers hängen.

Tabelle 29 *M. flexor digitorum profundus*

Autor	Teilungen	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Kohlbrugge (1897)	P. radialis P. ulnaris	Radius, Membrana interossea Ulna, Membrana interossea	1. (kann fehlen) und 2. Finger 3., 4., 5. Finger (Basis der Endglieder)	Mm. lumbricales
Fick (1895)	Pars ulnaris geteilt		3. Finger 4. u. 5. Finger	
Michaelis (1903)	oberflächl. P. tiefere P.		4. u. 5. Finger 3. Finger	
Primrose (1900)		1. Fascies anterior, medialis und Posterior ulnae, Olecranon 2. Fascies anterior ulnae, Proc. coron. Membrana interossea 3. Fascies anterior radii, Membrana interossea	4. und 5. Finger 3. Finger 2. Finger	Michaelis M.
Kallner	radialste P. radiale P. ulnare P. ulnarste P.	Radius, Membrana interossea Radius, Membrana interossea, Ulna Ulna, Membrana interossea Ulna, Membrana interossea	Basis der Endglieder des 2. Fingers Basis der Endglieder des 3. Fingers Basis der Endglieder des 5. Fingers Basis der Endglieder des 4. Fingers	Mm. lumbricales

M. pronator quadratus (Abb. 18)

Der *M. pronator quadratus* ist ein flacher, vierseitiger Muskel in der Tiefe des Unterarmes, der keine Sehne ausbildet. Er entspringt von der volaren Seite der Ulna und inseriert an der volaren Fläche des Radius.

Denselben Verlauf fanden auch Hepburn (1892), Michaelis (1903) und Sullivan and Osgood (1927).

Der *M. pronator quadratus* wird vom *N. medianus* versorgt und spielt eine wichtige Rolle bei der Pronation der Hand.

b) Hintere Gruppe: Extensoren

1. Oberflächliche Schichte

M. brachioradialis (Abb. 9, 10, 15, 16)

Synonym: *M. supinator longus*: Michaelis (1903), Fick (1895).

Bei dem mir zur Verfügung stehenden Weibchen entspringt der *M. brachioradialis* vom Humerus unterhalb vom Ursprung des *M. brachialis*. Er inseriert links am Radius etwas distal von der Mitte, auf der rechten Seite ist die Insertion nach distal verschoben, der Ansatz liegt etwas proximal vom Handgelenk. Die Anheftung

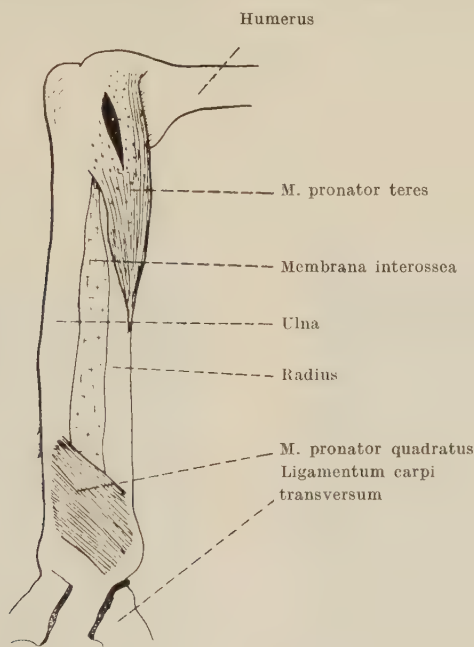


Abb. 18. Weibchen, linker Unterarm, tiefste volare Schichte.

erfolgt durch Sehnenfasern, die von einem Sehnen Spiegel an der Unterseite des Muskels kommen. Ein *Lacertus fibrosus* fehlt.

Außer dem humeralen Ursprung, den Fick (1895) und Michaelis (1903) bis zum *M. deltoides* reichen sahen, ist noch ein Ursprung von der *Fascia antebrachii* möglich. Diesen fanden Fick und Michaelis.

Eine Verbindung des *M. brachioradialis* mit dem *M. flexor carpi radialis* fanden Fick und Sullivan and Osgood (1927). Ein *Lacertus fibrosus* fehlte immer.

Der *M. brachioradialis* wird vom *N. radialis* innerviert, er beugt bei seiner Kontraktion den Vorderarm.

Tabelle 30 M. brachioradialis

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit	Lacertus fibrosus
Sullivan and Osgood (1927)	Humerus („line epicondylic“)	Radius(unteres Viertel) Fascia antebrachii	M. flexor carpi rad.	
Michaelis (1903)	Humerus, Fascia antebrachii			fehlt
Kohlbrugge (1897)				
Fick (1895)	Humerus bis M. deltoideus, Fascia antebrachii		M. flexor carpi rad., M. brachialis int.	
Kallner	links: Humerus rechts: Humerus	Radius (etwa Mitte) Radius (proximal des Handgelenkes)		fehlt

M. extensor carpi radialis longus (Abb. 9, 15, 20)

Die Mm. extensores carpi radialis longus et brevis sind an ihrem Ursprung miteinander verwachsen. Sie entspringen anschließend an



Abb. 13. Weibchen, rechte Elle und Speiche:

a) dorsale Fläche

b) volare Fläche

den M. brachioradialis vom Humerus. Der schlanke Muskelbauch geht im obersten Drittel des Unterarmes in seine Sehne über, die unter dem M. abductor pollicis longus gemeinsam mit dem M. extensor carpi radialis brevis durch ein Fach des Ligamentum carpi dorsale zieht und an der Basis des zweiten Os metacarpale inseriert.

Sullivan and Osgood (1927) fanden auch Fasern, die vom Septum intermusculare laterale entsprangen. Die Insertion kann etwas variieren. Bei dem von mir untersuchten Weibchen liegt sie, wie oben erwähnt, am zweiten Os metacarpale, Michaelis (1903) fand sie am dritten Metacarpale, und Primrose (1900) sah sogar einen Ansatz am zweiten und dritten Mittelhandknochen.

Innerviert wird der M. extensor carpi radialis longus vom N. radialis.

Die Mm. extensores carpi radialis longus et brevis beugen den Vorderarm und spielen eine Rolle bei der Pronation und der Supination desselben. Die beiden Muskeln strecken außerdem die Hand und abduzieren sie radialwärts.

Tabelle 31 M. extensor carpi radialis longus

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Michaelis (1903)		Basis des 3. Os metacarp.	
Primrose (1900)		Basis des 2. und 3. Os metacarp.	
Sullivan and Osgood (1927)	Humerus, Sept. intermusc. laterale	Basis des 2. Os metacarp.	
Kallner	laterale Kante des Humerus	Basis des 2. Os metacarp.	M. ext. carpi rad. brevis

M. extensor carpi radialis brevis (Abb. 15, 20)

Der M. extensor carpi radialis brevis ist mächtiger ausgebildet als der M. extensor carpi radialis longus. Beide entspringen gemeinsam mit dem M. extensor digitorum communis von der lateralen Kante des Humerus bis zum Epicondylus radialis humeri. Der Muskel zieht unter den M. abductor pollicis longus hindurch, läuft mit dem M. extensor carpi radialis longus in einem Fach des Ligamentum carpi dorsale und inseriert an der Basis des dritten Os metacarpale. Der Muskel ist außerdem mit dem M. supinator verwachsen.

Sullivan and Osgood (1927) sahen den Muskel nur vom Epicondylus radialis humeri entspringen, Michaelis (1903) wieder fand eine Insertion am ersten Os metacarpale.

Der *M. extensor carpi radialis brevis* wird vom *N. radialis* versorgt, seine Funktion wurde gemeinsam mit der des *M. extensor carpi radialis longus* besprochen.

Tabelle 32 *M. extensor carpi radialis brevis*

Autor	Ursprung	Insertion
Sullivan and Osgood (1927)	Epicond. rad. hum.	Basis des 3. Os metacarp.
Kohlbrugge (1897)		
Michaelis (1903)		Basis des 1. Os metacarp.
Kallner	Epicond. radialis	Basis des 3. Os metacarp.

M. extensor digitorum communis (Abb. 15, 20)

Der *M. extensor digitorum communis* entspringt gemeinsam mit dem *M. extensor carpi radialis brevis* und dem *M. extensor digiti quinti proprius* vom Epicondylus radialis humeri und von einem Septum zwischen ihm und dem *M. extensor carpi radialis brevis*. Am Ursprung ist eine sehr kurze gemeinsame Sehne ausgebildet. Im distalen Drittel des Unterarmes spaltet sich der Muskel in vier Muskelköpfe, die in dünne, lange Sehnen übergehen. Von den vier Muskelköpfen gehen die beiden mittleren früher in ihre Sehne über als die beiden seitlichen. Das Bündel dieser vier Sehnen und die beiden Sehnen des *M. extensor digiti quinti proprius* und die Sehnen einiger tiefer liegenden Muskeln ziehen durch das vierte Fach unter dem Ligamentum carpi dorsale. Am Handrücken verlaufen die vier Sehnen getrennt; in der Höhe der Metacarpal-phalangeal-Gelenke verbinden die *Juncturae tendinum* die Sehnen der jeweils benachbarten Finger. Die vier Sehnen ziehen zum zweiten bis fünften Finger und inserieren an der Basis der mittleren Phalangenglieder.

Sullivan and Osgood (1927) sprachen nicht von einem *M. extensor digitorum communis*, sondern von einem *M. extensor digitorum longus*, der vom Epicondylus radialis, von der Ulna und von der Fascie über dem *M. abductor pollicis longus* entsprang. Kohlbrugge (1897) fand den Muskel nur vom Epicondylus radialis entspringen.

Die *Juncturae tendinum* wurden immer gefunden, sie waren immer zwischen den einzelnen Fingern zwei bis fünf ausgespannt; eine Ausnahme bildet das von Michaelis (1903) untersuchte Tier, bei dem sie nur zwischen dem zweiten und dem dritten Finger vorhanden waren.

Der *M. extensor digitorum communis* wird vom *N. radialis* innerviert.

Bei seiner Kontraktion streckt dieser Muskel die Hand und den zweiten bis fünften Finger. Fick (1895) meinte, daß die *Juncturae*

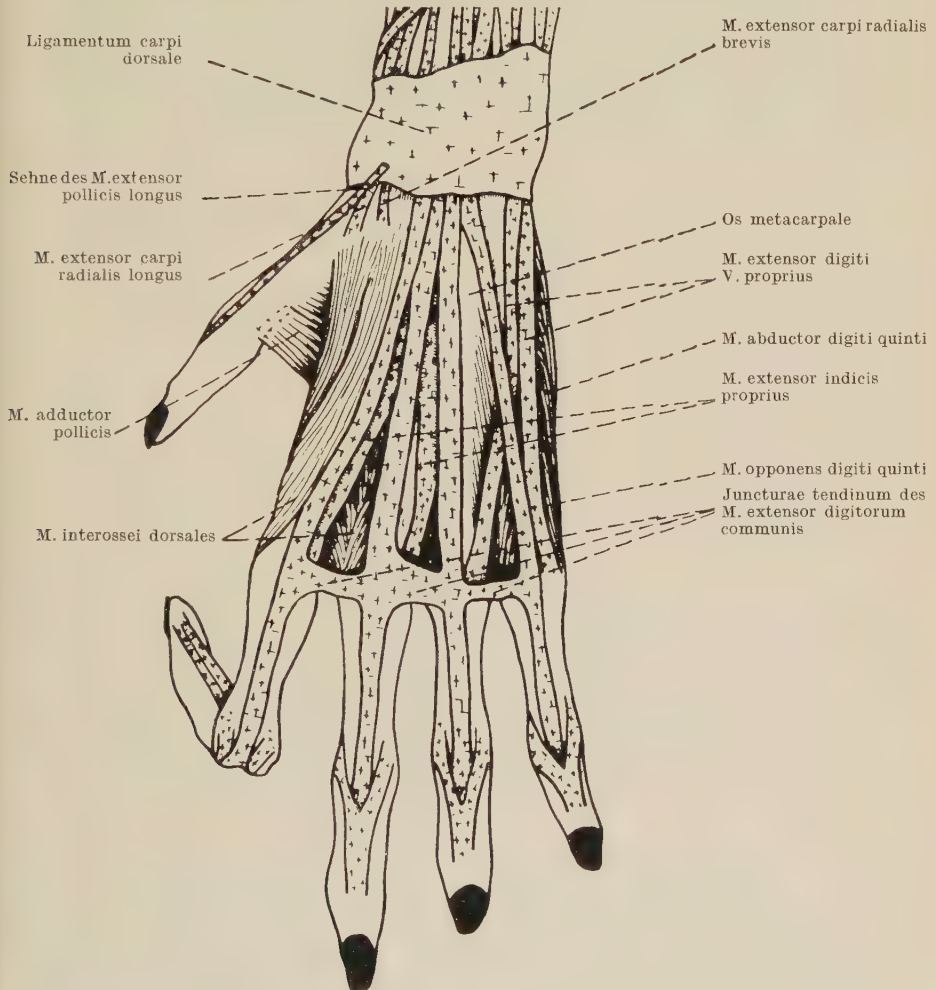


Abb. 20. Weibchen, linker Handrücken.

tendinum eine isolierte Streckung der Finger verhindern. An „Emil“ und „Elly“, den Schönbrunner Orangs, konnte ich aber beobachten, daß sie bis zu einem gewissen Grad den zweiten oder den zweiten und dritten Finger allein ausstrecken können. So untersuchten sie wiederholt mit gestrecktem Zeigefinger (dritter, vierter und fünfter Finger

waren zu einer lockeren Faust abgebeugt) die Knopflöcher meiner Jacke. Ein anderes Mal stocherte Emil mit demselben Finger in seinen Zähnen, dabei hatte er zeitweise auch den dritten Finger gestreckt.

Für die Ausführung dieser Bewegung gibt es zwei Erklärungen. Entweder sind bei diesen Tieren die *Juncturae tendinum* nicht oder unvollständig vorhanden, oder sie behindern nicht die isolierte Streckung der einzelnen Finger.

Tabelle 33 *M. extensor digitorum communis*

Autor	Ursprung	Juncturae tendinum	Insertion
Kohlbrugge (1897)	Epicond. radialis		
Michaelis (1903)	wie bei Menschen	zwischen 2. und 3. Finger, andere fehlen	
Langer (1879), Gruber (cit. Kohlbrugge, 1897)		vorhanden	
Fick (1895)		zwischen allen 4 Fingern	
Sullivan and Osgood (1927)	Epicond. radialis, Ulna, Faszie über dem <i>M. abductor poll. longus</i>		
Kallner	Epicond. radialis, Sept. zw. <i>M. ext. dig. com.</i> u. <i>M. ext. carpi rad. brevis</i>	zwischen allen 4 Fingern	Basis der mittleren Phalangenglieder des 2. bis 5. Fingers

M. extensor digiti quinti proprius (Abb. 15, 17, 20)

Im Unterschied zum Menschen, bei dem der *M. extensor digiti quinti proprius* nur eine Sehne zum fünften Finger entsendet (Rauber-Kopsch, 1940), spaltet sich der Muskel beim Orang immer in zwei Portionen. Jede davon bildet eine Sehne aus, und diese ziehen dann zum vierten und zum fünften Finger. Diese Verhältnisse können beim Menschen als Abart vorkommen. Der Muskel ist im proximalen Drittel des Unterarmes mit dem *M. extensor digitorum communis* verwachsen. Er entspringt gemeinsam mit diesem und mit dem *M. extensor carpi radialis brevis* vom *Epicondylus radialis*

humeri und vom Septum intermusculare. Die Insertion erfolgt an der Basis der proximalen Fingerglieder.

Der Muskel muß nicht nur an der Basis der proximalen Phalangen-glieder inserieren, der Ansatz kann auch auf die Kapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes übergreifen. Dies fanden Sullivan and Osgood (1927) und Gruber.

Sullivan and Osgood beschrieben nicht einen *M. extensor digiti quinti proprius*, sondern einen *M. extensor digitorum brevis*. Dieser

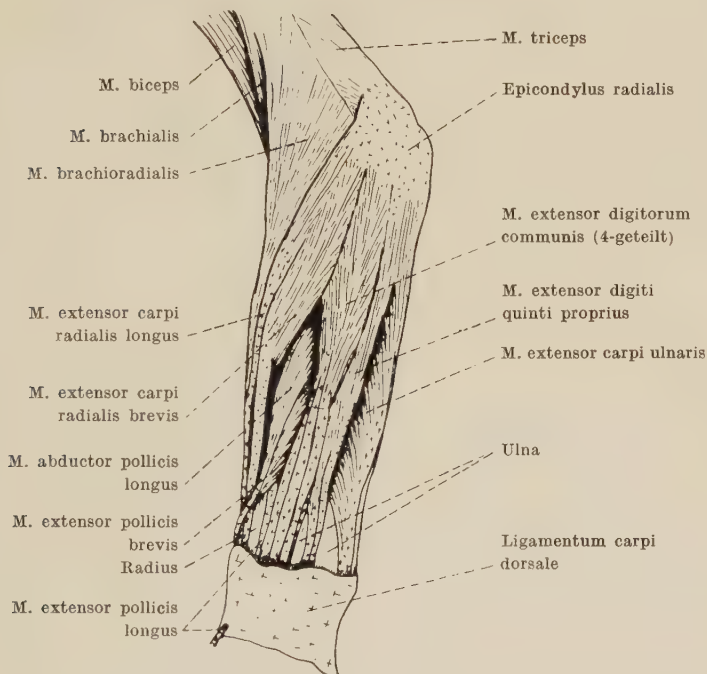


Abb. 15. Weibchen, linker Unterarm, oberflächliche Extensoren.

Muskel zerfiel aber in zwei Teile: Der erste Teil schickte Sehnen zum zweiten und dritten Finger — er entspricht also dem *M. extensor indicis proprius* —, der zweite Teil sandte Sehnen zum vierten und fünften Finger, und bei diesem Teil handelt es sich um den *M. extensor digiti quinti proprius*.

Der Muskel wird vom *N. radialis* innerviert und hat die Aufgabe, den vierten und fünften Finger zu strecken.

Tabelle 34 *M. extensor digiti quinti proprius*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Gruber (cit. Kohlbrugge, 1897)	Epicond. rad., Zwischenmuskelbänder zw. <i>M. ext. dig. comm.</i> u. <i>M. ext. carpi ulnaris</i>	Kapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes und 1. Glied	<i>M. extensor dig. communis</i>
Kohlbrugge (1897)		Sehne zum 4. und 5. Finger	
Barnard (1875)		4. und 5. Finger (3. Glied)	
Testut (1884)		1. Glied	
Duvernoy (1855)		Capitulum des 1. Gliedes	
Sullivan and Osgood (1927)	Epicond. rad., Septum zw. <i>M. ext. dig. V. propr.</i> u. <i>M. ext. carpi ulnaris</i>	4. u. 5. Finger (Kapsel d. Metacarpal-phalangeal-Gelenkes, proximale Glieder)	<i>M. ext. indicis proprius</i>
Kallner	Epicond. rad., Sept. intermusc.	4. und 5. Finger (Basis d. proximalen Glieder)	<i>M. ext. dig. com.</i> , <i>M. ext. carpi rad. brevis</i>

M. extensor carpi ulnaris (Abb. 15, 17)

Der *M. extensor carpi ulnaris* entspringt, verwachsen mit den benachbarten Extensoren, vom Epicondylus radialis humeri und vom Ligamentum intermusculare. Er geht vor dem Handgelenk in seine Sehne über, die durch das sechste Fach unter dem Ligamentum carpi dorsale zieht und an der Basis des fünften Os metacarpale inseriert.

Sullivan and Osgood (1927), Fick (1895) und Primrose (1900) sahen den Ursprung auch auf die Ulna übergreifen. Erstere gaben als Ansatz den mittleren Rand und die dorsale Oberfläche der Ulna in ihrem proximalen Abschnitt an, letztere das Olecranon ulnae.

Der *M. extensor*, der vom *N. radialis* innerviert wird, streckt die Hand und abduziert sie ulnarwärts.

Tabelle 35 *M. extensor carpi ulnaris*

Autor	Ursprung	Insertion
Fick (1895), Primrose (1900)	auch Olecranon	
Kohlbrugge (1897)	Epicondylus rad., Armfascie	Basis des Os metacarp. 5
Sullivan and Osgood (1927)	Epicondylus rad., Ulna	Basis des Os metacarp. 5
Kallner	Epicondylus rad., Lig. intermusc.	Basis des Os metacarp. 5

2. Tiefe Schichte

M. abductor pollicis longus (Abb. 15, 17)

Der *M. abductor pollicis longus* variiert in der Ausbildung von Spaltungen. Der Muskel kann ungeteilt sein oder aus zwei miteinander verwachsenen oder auch voneinander vollkommen getrennten Muskeln bzw. Muskelteilen bestehen. Eine der beiden Sehnen kann dann wieder geteilt sein.

Ungeteilt ist der Muskel bei dem von mir untersuchten Weibchen. Er entspringt von einem kleinen Feld am proximalen Drittel der

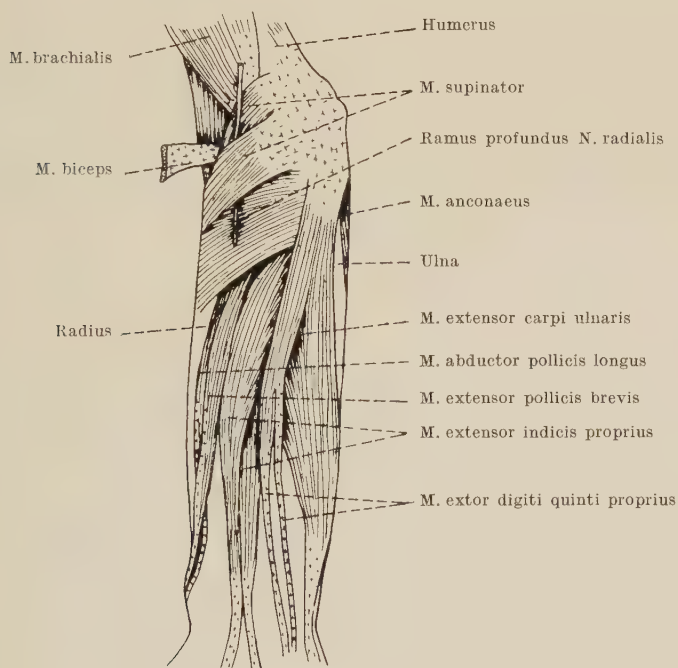


Abb. 17. Weibchen, linker Unterarm, tiefe Extensoren.

Ulna, von der Membrana interossea und von einem kleinen Feld im distalen Drittel des Radius. Die Ursprungslinie verläuft also schräg zum Unterarm. Die Sehne des Muskels zieht dann gemeinsam mit der des *M. extensor pollicis brevis* durch das erste Sehnenfach des

Ligamentum carpi dorsale zum Daumen, wo erstere an der Basis des Os metacarpale ansetzt. — Bis knapp vor dem Übergang in seine Sehne ist der M. abductor pollicis longus mit dem M. extensor pollicis brevis verwachsen.

Ebenso fand Kohlbrugge (1897) einen ungeteilten Muskel, nur setzte er außerdem noch am Os multangulum maius an. Er erwähnte auch, daß sechs verschiedene Autoren, deren Namen er aber nicht nannte, ebenfalls keine Teilung sehen konnten. Bischoff (1880) und Michaelis (1903) fanden den Muskel wie beim Menschen, er scheint also ebenfalls ungeteilt gewesen zu sein.

Eine Spaltung sah z. B. Fick (1895). Bei den Tieren von Testut, Höfer (cit. Kohlbrugge, 1897), Hepburn (1892) und Fick (1895) war der M. abductor pollicis longus sogar in zwei voneinander vollkommen getrennte Muskeln geteilt.

Schließlich kann die Aufspaltung aber noch weiter gehen, wie Sullivan and Osgood (1927) feststellten. Bei dem von ihnen untersuchten Tier teilte sich der Muskel in zwei Teile, der ventrale Teil war wieder gespalten, so daß von ihm zwei Sehnen abgingen. Die Sehne des dorsalen Abschnittes und die des kleineren ventralen Teiles inserierten am proximalen Ende des ersten Os metacarpale. Die Sehne des kräftigeren ventralen Teiles setzte an der volaren Oberfläche des Os multangulum maius an.

Variabel ist aber nicht nur das Ausmaß der Spaltungen, sondern auch die Insertion.

Eine Insertion nur am ersten Os metacarpale, wie ich sie bei dem von mir untersuchten Tier sah, konnte sonst niemand feststellen. Kohlbrugge und Sullivan and Osgood fanden außerdem noch eine Anheftung am Os multangulum maius. Zum Os metacarpale I., zum Os multangulum maius und zum carpalen Sesambein sahen Gruber, Fick, Hepburn und Hartmann (cit. Kohlbrugge, 1897) den Muskel ziehen. Und schließlich fand Fick (1895) noch eine Insertion am Radialfortsatz des Os naviculare und Primrose (1900) eine am Os multangulum maius und am Ligamentum carpi transversum.

Der M. abductor pollicis longus wird vom N. radialis versorgt.

Durch die schräge Ursprungslinie vom proximalen Drittel der Ulna über die Membrana interossea zum distalen Drittel des Radius und durch die Anheftung am ersten Mittelhandknochen entsteht bei der Kontraktion des Muskels ein schräg zum Unterarm gerichteter Zug, wodurch letzterer supiniert wird. Außerdem werden die Hand und der Daumen abduziert.

Tabelle 36 *M. abductor pollicis longus*

Autor	Ursprung	Teilung	Verbindung	Insertion
Kohlbrugge (1897)	Ulna (obere und mittlere Teile), Radius, Membrana interossea	ungeteilt		Basis des Os metacarp. 1, Os mult. mai.
Testut, Höfer (cit. Kohlbrugge, 1897), Hepburn (1892), Fick (1895)		2 Muskeln		
6 verschiedene Autoren (cit. Kohlbrugge, 1897)		ungeteilt		
Gruber, Fick, Hepburn, Hartmann (cit. Kohlbrugge, 1897)				Basis des Os metacarp. 1, Os mult. mai., carpales Sesambein
Michaelis (1903) u. Bischoff (cit. Michaelis, 1903)	wie beim Menschen			
Fick (1895)		2 Sehnen		Os mult. mai., Os navic.
Primrose (1900)				auch am Os mult. mai., Lig. carpi transv.
Sullivan and Osgood (1927)	Radius, Ulna, Membrana interossea	3 Sehnen	M. extensor poll. brevis	1. prox. Ende d. 1. Os metacarp. 2. Os mult. mai.
Kallner	Ulna (prox. Drittel) Membrana interossea, Radius (dist. Drittel)	ungeteilt	M. extensor poll. brevis	Basis der 1. Os metacarpale

M. extensor pollicis brevis (Abb. 15, 17, 27, 28, 29, 30)

Der *M. extensor pollicis brevis* entspringt vom mittleren Drittel des Radius und der Membrana interossea und ist am Ursprung mit dem *M. abductor pollicis longus* verwachsen. Bald nach der Trennung gehen beide Muskeln in ihre Sehnen über, die dann durch das erste Sehnenfach unter dem Ligamentum carpi dorsale ziehen. Die Insertion erfolgt an der Basis des ersten Os metacarpale.

Primrose (1900) fand außerdem noch einen Ursprung von der Ulna. Weitaus weniger selbständig war der Muskel bei dem von Sullivan and Osgood (1927) beschriebenen Tier. Er war vollständig mit dem *M. abductor pollicis longus* verwachsen. Dasselbe ist auch beim Menschen als Abart möglich (Rauber-Kopsch, 1940).

Es kann aber sogar zu einem vollkommenen Fehlen des *M. extensor pollicis brevis* kommen. Davon berichteten Kohlbrugge (1897), Michaelis (1903), Fick (1895), Langer (1879), Champneys (1872), Huxley (1864) und Bischoff (1870).

Der kurze Daumenstrecker wird vom *N. radialis* versorgt. Er hat die Aufgabe, das Grundglied des Daumens zu strecken und diesen ersten Finger zu abduzieren. Der im Verhältnis zu den übrigen Fingern sehr kleine Daumen wird nur selten benützt, er steht meist in gestrecktem Zustande ab. Dies konnte ich an den Schönbrunner Orangs und den im Film über das vierfüßige Gehen der Orangs gezeigten Tieren beobachten. Bei diesen Tieren scheint also der *M. extensor pollicis brevis* nicht zu fehlen (Abb. 27, 30). Eine besondere Rolle spielt dieser Muskel offenbar auch beim Aufstützen der Vorderextremität am Boden. Dadurch, daß der Daumen weit absteht, wird die Unterstützungsfläche, die die Hand bietet, vergrößert (Abb. 28, 29).

Tabelle 37 *M. extensor pollicis brevis*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Kohlbrugge (1897)	kann (selten) fehlen		
Michaelis (1903)	fehlt		
Fick (1895), Langer (1879), Champney (1872), Huxley (1864), Bischoff (1870)	fehlt		
Primrose (1900)	Membrana interossea, Radius, Ulna	Basis des 1. Os metacarp.	
Sullivan and Osgood (1927)	ein Teil des <i>M. abductor pollicis longus</i>		
Kallner	Radius (mittleres Drittel), Membrana interossea	Basis des 1. Os metacarp.	<i>M. abductor pollicis longus</i>

M. extensor pollicis longus (Abb. 15, 20)

Der Ursprung des *M. extensor pollicis longus* ist nicht konstant. Bei dem von mir untersuchten Weibchen kommt der Muskel links von der Faszie, die den *M. extensor indicis proprius* bedeckt, und vom Ligamentum intermusculare. Rechts dagegen entspringt er auch von einem kleinen Feld des Mittelstückes der Ulna. Kohlbrugge (1897) fand den Ursprung an der Ulna und der Membrana interossea, wahrscheinlich aber auch Michaelis (1903), da er angibt,

der Muskel sei wie beim Menschen ausgebildet. Sullivan and Osgood (1927) beschrieben einen Ursprung, der auch auf den Radius übergriff.

Bald nach seinem Ursprung bildet der *M. extensor pollicis longus* seine Sehne aus, die gemeinsam mit denen des *M. extensor digitorum communis* durch das dritte Fach unter dem *Ligamentum carpi dorsale* zieht. Die Sehne inseriert am Metacarpal-phalangeal-Gelenk des Daumens.

Sullivan and Osgood (1927) fanden die Insertion nach distal ausgedehnt, sie erfolgte nämlich nicht nur von der Gelenkkapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens, sondern auch von der des Interphalangeal-Gelenkes und der Basis des terminalen Daumengliedes. Außerdem erfolgte die Insertion gemeinsam mit der des *Caput transversum M. adductor pollicis* und mit der des *M. abductor pollicis brevis*.

Der Muskel, der vom *N. radialis* innerviert wird, streckt und adduziert den Daumen.

Tabelle 38 *M. extensor pollicis longus*

Autor	Ursprung	Insertion	Verbindung mit
Michaelis (1903)	wie beim Menschen		
Kohlbrugge (1897)	Ulna, Membrana interossea		
Sullivan and Osgood (1927)	Ulna, Radius, Membrana interossea	Kapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens und des Interphalangeal-Gelenkes, Basis des terminalen Daumengliedes	<i>M. adductor poll. (C. transversum)</i> , <i>M. abductor poll. brevis</i>
Kallner ♀	links: Faszic des <i>M. ext. indic. proprius</i> , Lig. intermusculare rechts: auch Ulna	Metacarpal-phalangeal-Gelenk des Daumens	

M. extensor indicis proprius (Abb. 17, 20)

Synonym: *M. extensor digitorum profundus* (Kohlbrugge, 1897).

Beim Menschen zieht der *M. extensor indicis proprius* in der Regel zum zweiten Finger, als Abarten können aber auch Sehnen zum dritten oder vierten Finger ziehen (Rauber-Kopsch, 1940). Beim Orang ist dies der Normalfall. Es können Sehnen zum zweiten und dritten Finger ziehen oder zum zweiten, dritten und vierten oder auch nur zum dritten Finger.

Ich fand den Muskel zweiköpfig. Er entspringt von der radialen Seite der Ulna in ihrer distalen Hälfte, von der Membrana interossea und vom Septum intermusculare. Der Muskelbauch hebt sich etwas nach der Mitte des Unterarmes von seinen Insertionsstellen ab und teilt sich in zwei Muskelköpfe, die proximal vom Handgelenk in ihre Sehnen übergehen. Diese ziehen unter dem Ligamentum carpi dorsale hindurch, um dann an der Gelenkscapsel des zweiten und dritten Metacarpal-phalangeal-Gelenkes zu inserieren.

Kohlbrugge (1897) erwähnt, daß verschiedene Autoren, deren Namen er aber nicht angibt, ebenfalls zum zweiten und dritten Finger ziehende Sehnen fanden. Nur zur ersten Phalanx des dritten Fingers sah Duvernoy (1855) die Sehne ziehen. Sandiforts (1840) Tier dagegen wies eine Asymmetrie zwischen der rechten und der linken Körperhälfte auf; rechts war nur eine Sehne vorhanden, die zum dritten Finger zog, links dagegen trat je eine Sehne für den zweiten und den dritten Finger auf. Barnard (1875) fand außer für den zweiten und den dritten auch noch eine Sehne für den vierten Finger.

Sullivan and Osgood (1927) beschrieben keinen eigenen *M. extensor indicis proprius*, sondern einen *M. extensor digitorum brevis*, der in zwei Teile zerlegbar war. Der mediale Teil entspricht dem *M. extensor digiti quinti proprius*, der laterale dem *M. extensor indicis proprius*. Letzterer entsprang von der Membrana interossea und den angrenzenden Kanten von Radius und Ulna und inserierte mit je einer Sehne an der Gelenkscapsel des zweiten und des dritten Fingers.

Kohlbrugge (1897) glaubte, die große Variationsbreite dadurch erklären zu können, daß alle Fingerstrecker ontogenetisch aus einer gemeinsamen Muskelmasse hervorgehen und sich dann mehr oder weniger vollständig voneinander trennen.

Der *M. extensor indicis proprius*, der vom *N. radialis* innerviert wird, streckt die proximalen Glieder jener Finger, zu denen er Sehnen entsendet, also die Basalglieder des zweiten und dritten Fingers.

Tabelle 39 *M. extensor indicis proprius*

Autor	Ursprung	Insertion
Sullivan and Osgood (1927)	Membrana interossea, Radius, Ulna	Kapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes (2. und 3. Finger)
Duvernoy (1865)		3. Finger (1. Phalanx)
Barnard (1875)		2., 3., 4. Finger
Sandifort (1840)		rechts: 3. Finger links: 2. und 3. Finger
Kallner	Ulna, Membrana interossea, Sept. intermusc.	2. u. 3. Metacarpal-phalangeal-Gelenk

M. supinator (Abb. 17)

Der *M. supinator* zeigt im Gegensatz zum Gorilla und Schimpanse, bei denen auch Fasern vom Humerus ausgehen (vgl. Kohlbrugge, 1897), keine Anheftung am Oberarmknochen.

Michaelis (1903) und Chapmann (1880) fanden den Muskel wie beim Menschen. Sullivan and Osgood (1927) beschrieben den Ursprung von der dorsolateralen Oberfläche des proximalen Drittels der Ulna, die Insertion sahen sie am Radius. Nach den Angaben der genannten Autoren war der Muskel ungeteilt.

Ich fand beim Orang-Weibchen den *M. supinator* in zwei Köpfe gespalten. Die Hauptportion, die das proximale Stück des Radius umschließt, entspringt vom proximalen Drittel des Ulnaschaftes und vom Gelenkkopf der Ulna. Die Insertion dieses Kopfes erfolgt am proximalen Drittel des Radius.

Über der ersten Portion liegt eine zweite kleinere, deutlich schmalere Portion. Sie zieht ebenfalls von der Ulna zum Radius und verschmilzt dort mit der ersten Portion.

Ursprung und Insertion des *M. supinator* sind muskulös, nur die schwächere Portion entspringt an der Ulna mit einer Sehne.

Zwischen den beiden Portionen hindurch zieht der Ramus profundus N. radialis, der den *M. supinator* innerviert.

Bei der Kontraktion dieses Muskels wird der Unterarm supiniert.

Tabelle 40 *M. supinator*

Autor	Spaltung	Ursprung	Insertion
Sullivan and Osgood (1927)		Epicondylus lat., Ulna	Radius
Kohlbrugge (1897)			
Michaelis (1903)	wie beim Menschen		
Chapman (1880)	wie beim Menschen		
Kallner	2 Köpfe	1. Ulna (proximales Drittel des Schaftes und Gelenkkopf) 2. Ulna	Radius (proximales Drittel) Radius

Vierte Gruppe: Muskeln der Hand

a) Muskeln des Daumenballens
oder des Thenar*M. abductor pollicis brevis* (Abb. 19, 21)

Der *M. abductor pollicis brevis* entspringt vom Tuberculum ossis multanguli maioris und vom Ligamentum carpi transversum und inseriert zum Teil sehnig und zum Teil muskulös an der Gelenkkapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens.



Abb. 25. Weibchen, Skelett der rechten Hand, dorsal.

Der Ursprung des Muskels kann etwas variieren. Brooks (1887) fand ihn am Lig. carpi transversum, an der Tuberositas des Os naviculare und am carpalen Sesambein (Praepollex). Letztgenannten Ursprung konnten Hepburn (1892) und Hartmann (1876) nicht feststellen. Fick (1895) fand den Muskel von der Sehne des *M. palmaris longus*, vom Os naviculare und vom Lig. carpi transv. entspringen. Primrose (1900) sah diesen Palmarursprung nicht, dagegen einen vom Os multangulum maius.

Der *M. abductor pollicis brevis* wird vom N. medianus versorgt und abduziert den Daumen.

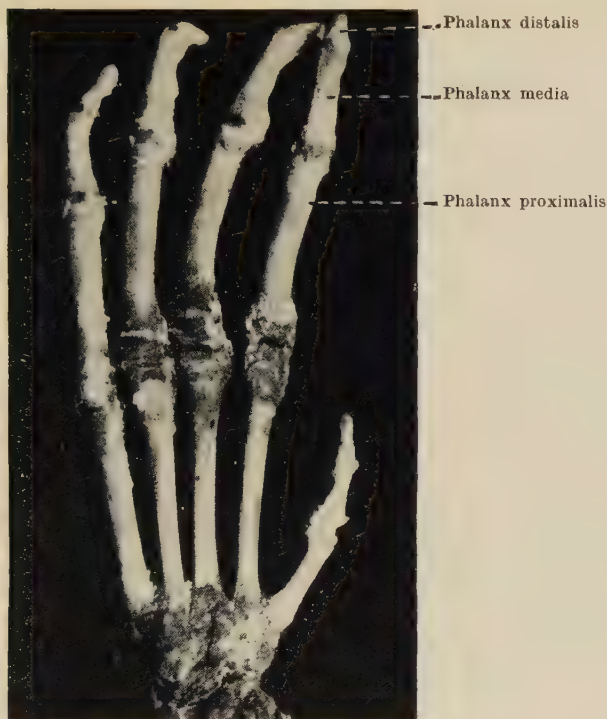


Abb. 26. Weibchen, Skelett der rechten Hand, volar.

Tabelle 41 *M. abductor pollicis brevis*

Autor	Ursprung	Insertion
Brooks (1887)	Os naviculare, Lig. carpi transv., carpales Sesambein	
Hepburn (1892), Hartmann (1876)	nicht v. carp. Sesambein	
Fick (1895)	Sehne d. <i>M. palmaris longus</i> , Os navic., Lig. carpi transv.	
Duvernoy (1855)	Os mult. mai., Lig. carpi transv.	
Primrose (1900)	Os multangulum maius, Os naviculare, Lig. carpi transv.	
Kallner	Tuberc. ossis mult. mai., Lig. carpi transv.	Gelenkscapsel des Meta- carpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens

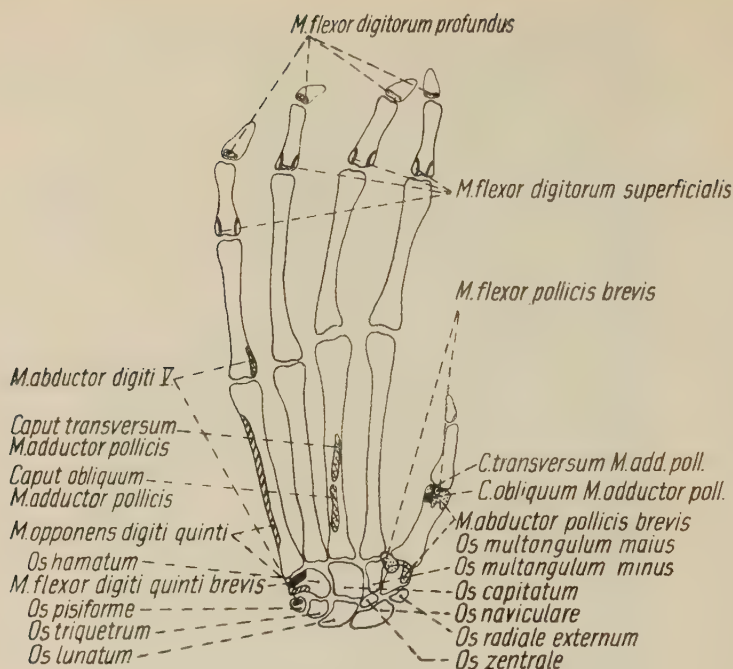


Abb. 23. Weibchen, Muskelsansätze an der rechten Hohlhand, schematisch.

M. flexor pollicis brevis (Abb. 19, 21)

Der *M. flexor pollicis brevis* entspringt bei dem von mir untersuchten Orang-Weibchen vom Ligamentum carpi transversum, und zwar anschließend an den *M. abductor pollicis brevis*. Er ist ungeteilt und inseriert an der Gelenkscapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens.

Kohlbrugge (1897) unterschied ebenso wie Michaelis (1903) zwei Köpfe, einen radialen und einen ulnaren Kopf. Diese beiden Portionen entsprangen von den ersten Carpalia und Metacarpalia und an den Bändern des Handgelenkes und inserierten am ulnaren, bzw. radialen Rand des ersten Fingers.

Auch beim Menschen (Rauber-Kopsch, 1940) ist der Muskel in zwei Köpfe gegliedert.

Kohlbrugge (1897) fand den Muskel vom N. ulnaris und vom N. medianus innerviert, ich beobachtete eine Versorgung durch den N. ulnaris. Wahrscheinlich hängt dies mit der ungeteilten Ausbildung des Muskels zusammen.

Der *M. flexor pollicis brevis* beugt das Grundglied des Daumens.

Tabelle 42 M. flexor pollicis brevis

Autor	Köpfe	Ursprung	Insertion
Michaelis (1903)	C. superficiale C. profundum		
Kohlbrugge (1897)	radialer Kopf	erste Carpalia und Metacarpalia, Bänder des Handgelenkes	radialer Rand der Phalanx I.
	ulnarer Kopf		ulnarer Rand der Phalanx I.
Kallner	nur 1 Kopf	Lig. carpi transv.	Kapsel des Metacarpal-phalangeal-Gelenkes des Daumens

M. opponens pollicis

Der *M. opponens pollicis* wurde nur von Kohlbrugge (1897) beschrieben. Er fand ihn immer vom *M. abductor pollicis brevis* und vom *M. flexor pollicis brevis* bedeckt. Der Muskel entsprang vom *Os multangulum maius* und vom *Ligamentum carpi transversum*, manchmal auch vom carpalen Sesambein und dem *Os naviculare*. Die Insertion lag am *Os metacarpale* des Daumens.

Daß sich sonst keine Angaben finden, außer der von Traill (1818), wonach bei seinem Tier der Muskel fehlte, führe ich darauf zurück, daß der Muskel eben nicht vorhanden war. Auch bei meinem Tier fehlt er. Ein Fehlen ist auch beim Menschen als Abart möglich (Rauber-Kopsch, 1940).

M. adductor pollicis (Abb. 19, 20, 21)

Der *M. adductor pollicis* besteht bei dem von mir präparierten Orang-Weibchen aus zwei Portionen, dem *Caput obliquum* und dem *Caput transversum*. Das erstere zieht vom *Os metacarpale* III zur vorderen Hälfte des *Os metacarpale* I und zum ulnaren Sesambein. Das *Caput transversum* dagegen zieht quer vom dritten *Os metacarpale* zum *Capitulum* des ersten Mittelhandknochens.

Diese zwei eben besprochenen Portionen fanden auch Hepburn (1892) und Primrose (1900). Bischoff (1870 und 1880), Langer (1879), Fick (1895) und Michaelis (1903) dagegen fanden noch einen zusätzlichen dritten Kopf, das *Caput dorsale*. Dieses entsprang über dem *Caput transversum* am *Os metacarpale* II und an einem Sehnenbogen, der zur Dorsalseite des zweiten Mittelhandknochens zieht, und inserierte an der ulnaren Seite des *Os metacarpale* I und an der Streckaponeurose des Daumens.

Der Muskel kann also zwei- oder dreigeteilt sein.

Der M. adductor pollicis wird vom Ramus profundus des N. ulnaris innerviert und adduziert den Daumen.

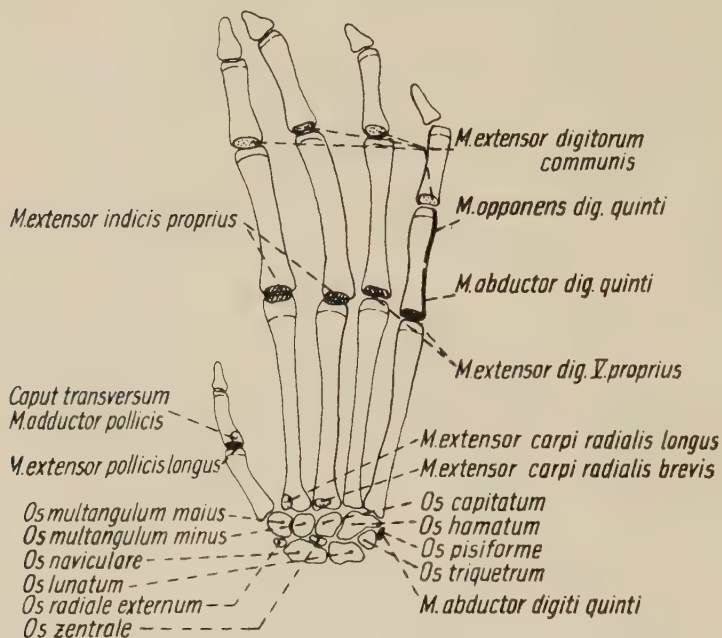


Abb. 22. Weibchen, Muskelansätze am rechten Handrücken, schematisch.

Langer (1879) gab für die drei von ihm gefundenen Portionen folgende Funktion an: das Caput transversum adduziert den Daumen, Caput obliquum und Caput dorsale erzeugen eine Adduktion verbunden mit einer Opposition, und das Caput dorsale verbindet damit eine Extension des Daumens. Langer sah darin eine Ähnlichkeit mit den Mm. interossei und hielt das Caput dorsale für eine Modifikation derselben.

Tabelle 43 M. adductor pollicis

Autor	Köpfe	Ursprung	Insertion
Michaelis (1903)	Caput transversum Caput obliquum Caput dorsale	Os metacarp. 3 Os metacarp. 3 Os metacarp. 2 (ulnarer Rand)	Capitulum ossis metacarpi 1, vordere Hälfte des Os metacarpale 1., ulnare Seite und ulnares Sesambein Os metacarpale 1 (Mitte der ulnaren Seite), Streckaponeurose des Daumens
Hepburn (1892) Primrose (1900)	C. obliquum C. transversum		

Tabelle 43 (Fortsetzung)

Autor	Köpfe	Ursprung	Insertion
Langer (1879)	3 Köpfe		
Bischoff (1870, 1880) Fick (1895)	3 Köpfe		
Kallner	C. obliquum C. transversum	Os metacarp. 3 Os metacarp. 3	Os metacarp. 1, ulnares Sesambein Capitulum ossis meta- carpi 1

b) Muskeln des Kleinfingerballens

M. palmaris brevis

Der *M. palmaris brevis* fehlte bei dem von mir untersuchten Tier. Auch Hepburn (1892) konnte ihn nicht auffinden.

Beim Menschen kann der Muskel entweder nur schwach ausgebildet sein oder sogar fehlen (Rauber-Kopsch, 1940). Nach den Angaben von Westling, Höfer (cit. Kohlbrugge, 1897) und Fick (1895) war bei den von ihnen untersuchten Tieren dieser Muskel vorhanden.

M. abductor digiti quinti (Abb. 20, 21)

Der *M. abductor digiti quinti* entspringt muskulös vom *Os pisiforme* und zieht zum Ulnarrand der Basis der Grundphalanx des fünften Fingers. Im distalen Drittel der Mittelhand ist der Muskel mit dem *M. flexor brevis digiti quinti* verwachsen.

Dieselben Verhältnisse fanden auch Kohlbrugge (1897) und Duvernoy (1855).

Der Muskel wird vom *N. ulnaris* innerviert und abduziert den fünften Finger.

M. flexor digiti quinti brevis (Abb. 21)

Der *M. flexor digiti quinti brevis* entspringt vom *Ligamentum carpi transversum* und vom *Hamulus ossis hamati*, verschmilzt dann mit dem *M. abductor digiti quinti* und inseriert gemeinsam mit ihm an der Basis der Grundphalanx des fünften Fingers.

Der Muskel wird vom *N. ulnaris* versorgt und beugt den fünften Finger.

M. opponens digiti quinti (Abb. 20, 21)

Der *M. opponens digiti quinti* entspringt mit einer schmalen Sehne vom Os hamatum und zieht zur Basis der Grundphalanx des fünften Fingers. Er wird vom N. ulnaris innerviert und beugt das Grundglied des kleinen Fingers.

c) Mittlere Handmuskeln

Mm. lumbricales (Abb. 19, 21)

Die *Mm. lumbricales* sind kleine Muskeln, die in der Höhe des Ligamenti carpi dorsale von den vier Sehnen des *M. flexor digitorum profundus* entspringen. Für den zweiten, dritten und vierten Finger sind je zwei Muskeln vorhanden, für den fünften nur einer. Die erstgenannten Muskeln liegen zu beiden Seiten des jeweiligen Fingers, letztgenannter liegt an der Innenseite des fünften Fingers. Die Muskeln inserieren an der Grundphalanx des betreffenden Fingers, ohne dabei mit der Sehne des *M. extensor digitorum* in Verbindung zu treten. Ursprung und Insertion sind muskulös.

Kohlbrugge (1897) fand für jeden Finger nur je einen *M. lumbricalis*, der, ebenso wie beim Menschen (Rauber-Kopsch, 1940), am zweiten bis vierten Finger vom Radialrand der Sehne entspringt, am fünften Finger aber vom Ulnarrand. Letzterer kann nach Bischoff (1879/1884), Duvernoy (1855), Deniker et Boulart (1895 ff.), Macalister (1871), Wilder (1855), Vrolik (1841) und Gratiolet (1866) auch an der Sehne des vierten oder sogar des dritten Fingers entspringen.

Die *Mm. lumbricales* scheinen also in der Regel wie beim Menschen ausgebildet zu sein, d. h. es entspricht je einer Sehne des *M. flexor digitorum profundus* ein *M. lumbricalis*.

Rauber-Kopsch (1940) geben aber an, daß beim Menschen die *Mm. lumbricales* II, III und IV häufig zweiköpfig von den einander zugekehrten Sehnenrändern des *M. flexor digitorum profundus* entspringen. Ähnlich fand ich die Verhältnisse beim Orang, nur kommt noch dazu, daß die beiden Köpfe voneinander vollständig getrennt sind und zu zwei separaten Muskeln geworden sind.

Innerviert werden die *Mm. lumbricales* vom N. medianus.

Sie beugen durch ihre Kontraktion die Grundphalanx des zweiten bis fünften Fingers. Durch die Verdoppelung der Muskeln bei dem von mir untersuchten Orang scheint diese Funktion besser und vor allem kräftiger möglich zu sein.

Mm. interossei volares et dorsales (Abb. 19, 20, 21, 24)

Die *Mm. interossei* liegen zwischen den *Ossa metacarpalia*. Nach ihrer Lage unterscheidet man die vier dorsalen von den drei volaren Zwischenknochenmuskeln.

Die *Mm. interossei dorsales* fand ich alle zweiköpfig von den Basen zweier benachbarter *Ossa metacarpalia* entspringen. Der erste und der zweite Muskel inserieren am Radialrand des basalen Phalangen-gliedes des zweiten und dritten Fingers, der dritte und vierte Muskel setzen am ulnaren Rand des basalen Gliedes des dritten und vierten Fingers an.

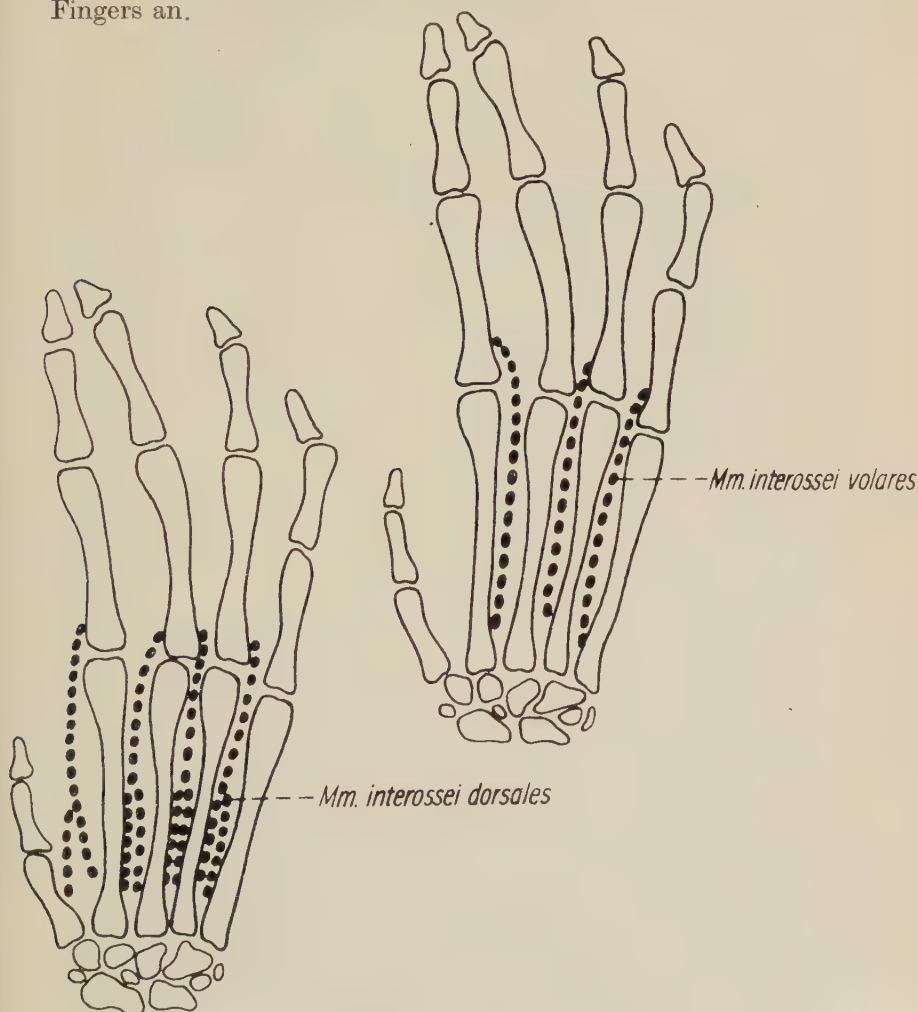
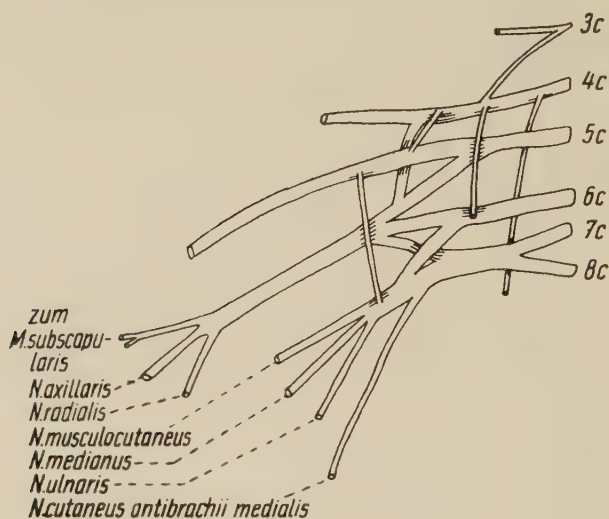


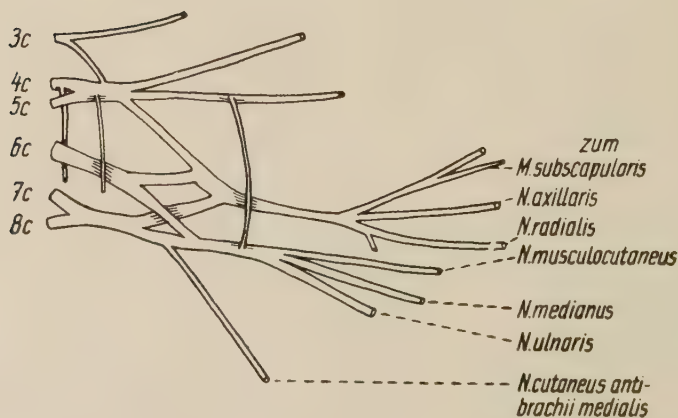
Abb. 24. Weibchen, rechte Hand, Verlauf der *Mm. interossei*, schematisch.

Die Mm. *interossei volares* sind einköpfig und ziehen von der Basis der Ossa metacarpalia zur Basis der proximalen Fingerglieder. Der erste Muskel zieht dabei an der Ulnarseite des zweiten Os metacarpale, der zweite und dritte Muskel dagegen laufen an der Radialseite des vierten bzw. fünften Os metacarpale.



♀ Plexus brachialis: rechts

Abb. 38. Weibchen, linker Plexus brachialis.



♀ Plexus brachialis: links

Abb. 39. Weibchen, rechter Plexus brachialis.

Champneys (1872) konnte den radialen Kopf des ersten *M. interosseus dorsalis* nicht finden.

Die *Mm. interossei* werden vom *Ramus profundus N. ulnaris* innerviert.

Betrachtet man die Gruppierung der *Mm. interossei*, so sind sie um eine Achse angeordnet, die durch den dritten Finger geht. Dabei konvergieren die *Mm. interossei dorsales* zu dieser Achse, die *Mm. interossei volares* aber divergieren. Erstere abduzieren also die Hand von dieser Achse, letztere adduzieren sie in Richtung des Mittelfingers. Wirken aber alle *Mm. interossei* zusammen, so beugen sie das Basalglied des zweiten bis fünften Fingers.

B. Zur Funktion der Vorderextremitäten und des Schultergürtels

Die Muskulatur des Schultergürtels und der Vorderextremität in ihrer Gesamtheit wurde bisher in funktioneller Hinsicht nicht eingehend untersucht und analysiert. Ich habe zwar bereits in den vorhergehenden Abschnitten bei der deskriptiven Anatomie der einzelnen Muskeln im Anschluß jeweils die wichtigsten Aufgaben derselben kurz erwähnt, für ein tieferes Verständnis erscheint jedoch ein zusammenfassender Überblick, geordnet nach Bewegungstypen und den daran beteiligten Muskeln, von besonderer Wichtigkeit.

Nur an einer Stelle, im Sternoclavikular-Gelenk, ist der Schultergürtel gelenkig mit dem Rumpfskelett verbunden. Die Vorderextremität ist daher nur in sehr geringem Maße durch Knochen- und Bandapparate an den Rumpf geheftet, einen wesentlichen Anteil nimmt dabei die mächtige Ausbildung verschiedener Muskelpartien. Die Verbindung zwischen Rumpf und Extremitäten ist im Schultergürtel dadurch nicht so starr wie im Beckengürtel, wo diese Starrheit für die Übertragung der Hauptbewegungskomponenten auf die Wirbelsäule und damit auf den gesamten Körper von besonderer Bedeutung ist. Die Vorderextremität ist dagegen durch die vorwiegend muskuläre Ausbildung des Schultergürtels weitaus beweglicher, man denke nur an die leichte Verschiebbarkeit der *Scapula u. a.*, und besitzt mehr Freiheitsgrade für ihre Bewegungen. Durch die Anhäufung großer Muskelmassen im Schultergürtel werden diese schwerpunktsnäher am Körper lokalisiert und die eigentlichen Extremitäten entlastet. Diese können nun dadurch wesentlich schlanker sein, wodurch wieder eine viel größere Feinheit der Bewegungen ermöglicht wird. Wir begegnen diesem Prinzip auch bei der Betrachtung der Beziehungen von Unterarm und Hand, wo die Muskel-

bäuche der zu den Fingern ziehenden Sehnen im Unterarm liegen, wodurch nun die sehr schlanken Finger fein abgestufte Bewegungen ausführen können.

1. Muskeln, die den Kopf bewegen:

Eine Drehung des Kopfes rufen bei einseitiger Wirkung der *M. sternocleidomastoideus* und die *Pars descendens M. trapezii* hervor. Bei beidseitiger Wirkung dieser beiden Muskeln wird der Kopf gehoben.

2. Muskeln, die die Clavicula bewegen:

Der *acromiale* Abschnitt des Schlüsselbeines wird durch den *M. trapezius* und den *M. omocervicalis* gehoben.

3. Muskeln, die die Scapula bewegen:

Eine Hebung der Scapula bewirken die *Pars cranialis M. trapezii*, der *M. rhomboides*, der *M. levator scapulae* und die cranialen Zacken des *M. serratus lateralis*. Die *Pars ascendens M. trapezii* und die caudalen Zacken des *M. serratus lateralis* ziehen das Schulterblatt nach unten, und der *M. pectoralis minor* adduziert es.

4. Inspiratorisch tätige Muskeln:

Kommen Bündel des *M. latissimus dorsi* von den Rippen, so können sie bei fixiertem Arm die Rippen heben und dadurch inspiratorisch wirken. Dieselbe Wirkung zeigen bei fixiertem Arm der *M. pectoralis maior*, bei fixierter Scapula der *M. serratus lateralis* und schließlich noch der *M. pectoralis minor*.

5. Muskeln, die den Oberarm bewegen:

Der *M. latissimus dorsi* zieht den erhobenen Arm abwärts, aber auch den hängenden Arm nach rückwärts. Bei der letzteren Bewegung helfen noch der *M. deltoideus* und der *M. teres maior* mit. Gehoben wird der Oberarm durch die Tätigkeit des *M. supra spinam* und des *M. deltoideus*, der *M. coracobrachialis* hebt den Arm nach vorwärts. Der *M. pectoralis maior* und der *M. teres maior* rollen den Oberarm einwärts, der *M. infra spinam* und der *M. teres minor* rollen ihn auswärts. Eine Adduktion bewirken der *M. pectoralis maior*, der *M. subscapularis*, das *Caput breve M. bicipitis*, der *M. coracobrachialis*, der *M. triceps* und der *M. latissimotricipitalis*, abduziert wird der Oberarm durch das *Caput longum M. bicipitis*. Das *Caput longum M. tricipitis* kann in geringem Ausmaß den Oberarm strecken.

6. Muskeln, die den Vorderarm bewegen:

Der Vorderarm kann vier Bewegungen ausführen, das Beugen, das Strecken, die Pronation und die Supination. Diese Bewegungen werden von folgenden Muskeln durchgeführt:

Beugen: *M. biceps*, *Caput humerale M. pronator teres*, *M. flexor carpi radialis*, *M. palmaris longus*, *M. flexor digitorum superficialis*, *M. flexor carpi ulnaris*, *M. brachioradialis*, *Mm. extensores carpi radialis brevis et longus*.

Strecken: *M. triceps*.

Pronation: *Caput ulnare M. pronator teres*, *M. flexor carpi radialis*, *M. pronator quadratus*, *M. extensor carpi radialis longus*.

Supination: *M. extensor carpi radialis longus*, *M. supinator*, *M. abductor pollicis longus*.

7. Muskeln, die die Hand bewegen:

a) Bewegung des Handgelenkes.

Die Hand wird durch die Tätigkeit des *M. palmaris longus* und des *M. flexor carpi radialis* gebeugt und durch den *M. extensor carpi radialis longus*, den *M. extensor carpi ulnaris* und den *M. extensor digitorum communis* gestreckt. Außerdem kann die Hand radialwärts abduziert werden durch den *M. flexor carpi radialis* und den *M. extensor carpi radialis longus*. Dieser radialwärts gerichteten Abduktion steht eine ulnarwärts gerichtete gegenüber. Sie wird durchgeführt durch den *M. flexor carpi ulnaris*, den *M. extensor carpi ulnaris* und den *M. abductor pollicis longus*.

b) Bewegungen des Daumens.

Der *M. extensor pollicis longus* streckt den Daumen, ein Strecken des Grundgliedes bewirkt der *M. extensor pollicis brevis*. Antagonistisch zu letzterem wirkt der *M. flexor pollicis brevis*, der das Grundglied des Daumens beugt.

Die Adduktion des ersten Fingers kommt durch die Kontraktion des *M. extensor pollicis longus* und des *M. Adductor pollicis* zustande, die Abduktion dagegen durch die Tätigkeit des *M. extensor pollicis brevis* und der *Mm. abductores pollicis brevis et longus*.

Ein *M. opponens pollicis* fehlt.

c) Bewegungen des zweiten bis fünften Fingers.

Die mittleren Fingerglieder des zweiten bis fünften Fingers werden durch die Tätigkeit des *M. flexor digitorum superficialis*

gebeugt, die Endglieder dagegen durch den *M. flexor digitorum profundus*. Außerdem werden die Endglieder des zweiten bis fünften Fingers durch die *Mm. interossei* und die *Mm. lumbricales* gebeugt. Der fünfte Finger hat zum Beugen seines Endgliedes außerdem noch den *M. flexor digiti quinti brevis* und den *M. opponens digiti quinti* zur Verfügung.

Als Strecker des zweiten und dritten Fingers wirkt der *M. extensor indicis proprius*, als Strecker des vierten und fünften *Digitus* der *M. extensor digiti quinti proprius*. Den zweiten bis fünften Finger streckt der *M. extensor digitorum communis*. Alle oder einige der vier Sehnen dieses Muskels sind durch die *Juncturae tendinum* verbunden, die ein isoliertes Strecken der einzelnen Finger bis zu einem gewissen Grad hemmen können.

Der *M. abductor digiti quinti* abduziert den fünften Finger.

Obige Aufstellung ist nur eine rein theoretische Feststellung der möglichen Bewegung nach der Lage und der Richtung des Muskels und nach der Form der Gelenke und Bänder. In Wirklichkeit wird aber eine Bewegung fast nie von einem Muskel allein durchgeführt, sondern immer von einer Muskelgruppe, also von mehreren Muskeln, die einander unterstützen und vertreten können. Dadurch gibt es sehr viele Möglichkeiten, eine Bewegung zu variieren, ihre Richtung etwas zu ändern. Eine wirklich genaue Bewegungsanalyse ist aus diesem Grund kaum zu geben. Ich möchte aber versuchen, die wichtigsten Fortbewegungsarten des Orang-Utans anatomisch-funktionell zu betrachten.

1. Schwingklettern:

Da dies eine sehr häufige und sehr beliebte Fortbewegungsart des Orang-Utans ist, möchte ich vorerst diese Bewegungsart selbst näher beschreiben.

Das Tier hakt sich mit einer Hand (zweiter bis fünfter Finger bilden den Haken, der reduzierte Daumen steht seitlich ab, also kein Klammern; der *M. opponens pollicis* fehlt!) an einem Gitterstab oder Ast an und bringt den Körper dadurch in schwingende Bewegung, daß es ihn um diese Hand pendeln läßt. Dann greift der andere Arm an einer entfernteren Stelle zu, wobei manchmal ein Umgreifen möglich ist, der erste Arm läßt los, und nun pendelt der Körper um die zweite Hand nach vorne. Erfolgt dies langsam, so ist es ein „Hangeln“. Ist aber die Geschwindigkeit dieser Bewegung eine höhere, so wird der Pendelschwung derart ausgenützt, daß der

erste Stab oder Ast bereits ausgelassen wird, bevor noch der zweite ergriffen worden ist. Der Körper fliegt dabei also frei durch den Raum. Diese Bewegungsart ist das eigentliche Schwingklettern, eine Fortbewegungsart, bei der nur die Arme, die die Beine an Länge überragen, benützt werden. Die Beine hängen dabei passiv, leicht abgewinkelt nach abwärts oder führen eine vom Schwingklettern unabhängige Bewegung aus (z. B. Halten eines Gegenstandes). Erst wenn die Bewegung zur Ruhe kommt und die Arme den hängenden Körper an den Ast heranziehen, fassen die Klammerfüße zu.

Wollte ich alle an dieser Bewegung beteiligten Muskeln aufzählen, so müßte ich eine Großzahl der Muskeln des Rückens, der Brust und des Oberarmes nennen, da doch der Arm immer wieder gehoben, adduziert, abduziert, gedreht, gebeugt, usw. wird. Eine ganz besondere Rolle spielt dabei aber der *M. latissimo-tricipitalis*.

Durch die Verbindung dieses Muskels mit dem *M. latissimus dorsi* ist ein direkter Muskelweg vom Becken bis zum distalen Ende des Humerus vorhanden. Der *M. latissimo-tricipitalis* erweitert die Aktion des *M. latissimus dorsi* nach distal zu, er wirkt also adduktorisch. Reicht der Muskel bis zum Olecranon, und das ist durch die Verbindung mit dem *M. triceps* der Fall, so kann er die Wirkung des *M. triceps* unterstützen. Er überträgt dann den Zug des *M. latissimus dorsi* bis an das proximale Ende der Ulna. Dadurch, daß die Oberarmmuskulatur von unten an den Unterarm und die Unterarmmuskulatur von oben an den Oberarm übergreifen, wird das Ellbogengelenk weitgehend entlastet. Außerdem verhindert der *M. latissimo-tricipitalis* eine Überstreckung des Schultergelenkes beim Ellbogen des Tieres, der Arm kann nicht vertikal erhoben werden.

Beim Schwingklettern wird das Sterno-clavicular-Gelenk besonders beansprucht. Um nun die Clavicula in diesem Gelenk zu fixieren, besitzt der Orang-Utan ein sehr kräftiges Ligament, das *Ligamentum costocoracoideum*.

Im Zusammenhang mit dieser Fortbewegungsart ist auch beim Orang die Stellung der Scapula eine andere als bei der Mehrzahl der übrigen Tetrapoden, bei denen das Schulterblatt viel mehr seitlich dem Thorax anliegt als beim Orang. Dadurch ist der Zug auf den *M. serratus* beträchtlich verstärkt. Beim Orang dagegen liegt die

Scapula mehr dorsal, und der Körper hängt wie ein Sack an dem besonders kräftigen *M. pectoralis maior* und dem *M. latissimus dorsi*.

2. Aufrechter Gang (Abb. 30):

Auch der Orang-Utan zeigt wie die anderen anthropomorphen Affen diese Fortbewegungsart, wendet sie aber zur Überwindung längerer Strecken gewöhnlich nicht an. Es handelt sich mehr um ein spielerisches Aufrichten, bei dem das Tier sichtlich bemüht ist, sein

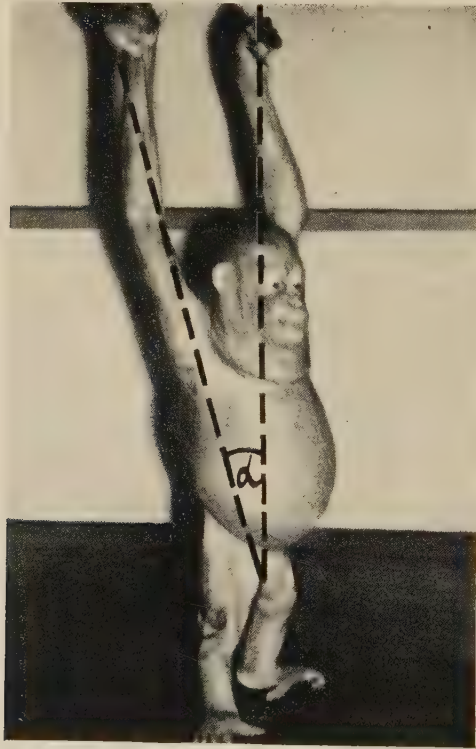


Abb. 30. Orang-Männchen „Emil“, aufrechter Gang.

Gleichgewicht zu erhalten. Dies wird durch das Ausstrecken der langen Arme nach oben erreicht, welche möglichst weit nach rückwärts gebracht, dem Umkippen nach vorwärts entgegenwirken (vgl. Abb. 30). Beim Heben des Armes wirken der *M. deltoideus*, *M. infra spinam*, *M. supra spinam* und das *Caput longum M. bicipitis* auf den Oberarm und der *M. serratus lateralis*, der *M. trapezius* und der *M. levator scapulae* auf die Scapula. Bei dem Zurückziehen

des Armes spielt neben dem dorsalen Abschnitt des *M. deltoideus* und dem *M. latissimus dorsi* noch der *M. teres maior* eine Rolle.

3. Das Gehen auf allen vier Extremitäten (Abb. 28, 29, Film „Das vierfüßige Gehen des Orang“):

Bei dieser Fortbewegungsart haben die Vorderextremitäten die Aufgabe, den nach vorne umkippenden Körper zu stützen. Dadurch, daß die Arme um vieles länger als die Beine sind, befindet sich das

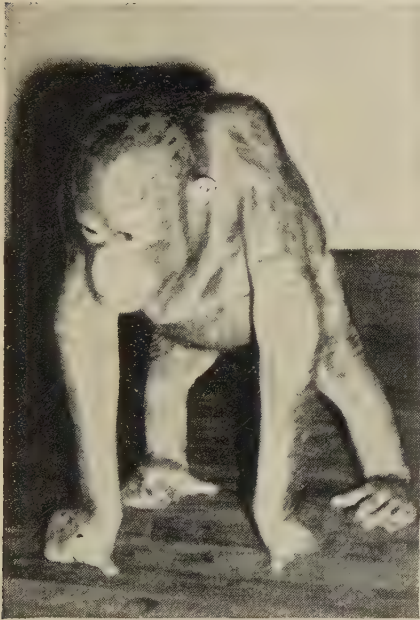


Abb. 28.



Abb. 29.

Orang-Männchen „Emil“, Daumenhaltung und Handstellung beim Aufsetzen am Boden.

Tier dabei in halbaufrechter Stellung. Die Hand wird dabei zur Faust geballt. (*M. flexor digitorum profundus*, *M. flexor digitorum superficialis*), die Fingerknöchel und der stark abgespreizte Daumen (kein *M. opponens pollicis*!) liegen dabei am Boden auf. Dadurch, daß der Daumen, wenn er auch etwas reduziert ist, abgespreizt getragen werden muß, wird die Stützfläche der Hand wesentlich vergrößert, und die Last des Körpers ruht auf einer größeren Fläche.

C. Der Kehlsack

(Abb. 2, 3, 5, 7, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 36, 37)

Als Kehlsack werden Ausstülpungen des *Ventriculus laryngis* bezeichnet, die auf beiden Seiten zwischen Taschen- und Stimmband ihren Ursprung nehmen. Vom Dach dieser, auch Morgagnische Taschen genannten Gebilde, führt je ein stielartiger Zugang (Kehlsackstiel) in den eigentlichen Kehlsack. Baumäßig sind Kehlsäcke von bindegewebiger Natur und kommen bei den Anthropoiden verschiedentlich vor. Unter diesen besitzt der Orang-Utan die größten Kehlsäcke, die insbesondere bei alten Männchen eine bemerkenswerte Ausdehnung erreichen können. Weniger mächtig ausgebildet ist dieses Organ beim Gorilla, am kleinsten beim Schimpansen.



Abb. 32. Kehlsack vom Orang-Männchen „Emil“.

Beim Menschen fehlen normalerweise Kehlsäcke, in seltenen Fällen können aber Aussackungen auftreten, die denen der anthropoiden Affen entsprechen. Als erster berichtet darüber Bennet (1865); weitere Beschreibungen liegen von Gruber (n. Ehlers, 1881), Reichert und Du Bois-Reymond (1874), Rüdinger (1876), Ehlers (1881), Lederhose (1885), Beausoleil (1894), Musehold (1896), Fränkel (1894), Benda (1894/95) und Parker (n. Meyer 1901) vor.

Sclavunos (1904) gab eine Übersicht über die beim Menschen gefundenen „Kehlsäcke“, die ich hier auszugsweise wiedergebe:

Autor	Kehlsäcke beidseitig, gleichartig	Beidseitig, ein Sack größer	Einseitig
Bennet (1865)	1	—	—
Gruber (1874)	1	2	1
Rüdinger (1876)	—	1	1
Lederhose (1885)	—	—	1
Meyer (1901)	—	1	1
Sclavunos (1904)	1	—	2

Bei dem von mir untersuchten erwachsenen Orang sind die Kehlsäcke sehr groß, liegen dem Hals und der Brust auf und entsenden bis in die Achselgegend und auf den Rücken Divertikel (Abb. 2, 3, 5 und 7).

Nach Kleinschmidt (1938) kommt den weiblichen Orangs kein Kehlsack zu. Man findet aber in der Literatur immer wieder Angaben über Kehlsäcke bei weiblichen Tieren. Schon Camper (1782) beschrieb zwei junge Weibchen, von denen das eine einen unpaaren Kehlsack besaß, während beim anderen der rechte Kehlsack größer als der linke war. Bei zwei jungen Tieren untersuchten Deniker und Boulart (1895) und Vrolik (1841) die Kehlsäcke. Körner (1883/84) beschrieb die Säcke eines jungen Weibchens als kirschengroß, Sandifort (1840) fand bei zwei jungen Tieren zwei voneinander getrennte, gleichgroße Säcke. Brandes (1932) bringt Abbildungen eines Orang-Weibchens, auf denen ein großer Kehlsack zu sehen ist. Bei dem von mir bearbeiteten jungen Weibchen konnte ich den Kehlsack sezieren und präparieren (Abb. 5, 36, 37). Männchen ohne Kehlsäcke wurden bisher nicht gefunden.

Es kommen danach Kehlsackbildungen beim Orang nicht nur bei Männchen, sondern auch bei Weibchen vor. Aus den Beschreibungen



Abb. 33. Altes Orang-Männchen, Kehlsack.
Nach A. Kleinschmidt.

geht außerdem hervor, daß sowohl paarige als auch unpaarige Kehlsäcke vorkommen. Das von mir untersuchte Männchen besaß einen großen unpaarigen Kehlsack, das junge Weibchen dagegen zwei voneinander getrennte und viel kleinere Säcke. Beide Säcke wurden präpariert und mit Watte gefüllt (Abb. 34, 35). Beim



Abb. 36.

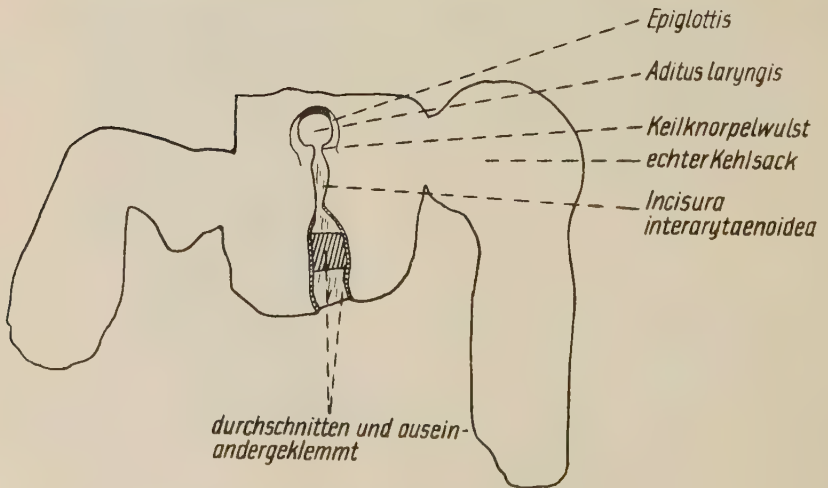


Abb. 37.

Orang-Weibchen, paarige Kehlsäcke, rechter verletzt.

Weibchen war leider der rechte Sack durch unvorsichtige Präparation bei der Entfernung der Eingeweide beschädigt worden.

Schon Camper (1782) wies auf die Paarigkeit bzw. Unpaarigkeit des Orang-Kehlsackes hin und versuchte, die Bildung des unpaaren Kehlsackes durch eine unpaare Anlage oder durch spätere Verschmelzung der vorerst paarigen Kehlsäcke zu erklären. Ehlers (1881) wieder meinte, es sei unmöglich, daß ein anfänglich paariges Organ durch Verlötung und Resorption zu einem unpaaren verschmelzen könne. Es sei außerdem kein einziger analoger Fall unter den Säugetieren bekannt. Fick (1895) griff dieses Thema



Abb. 34.

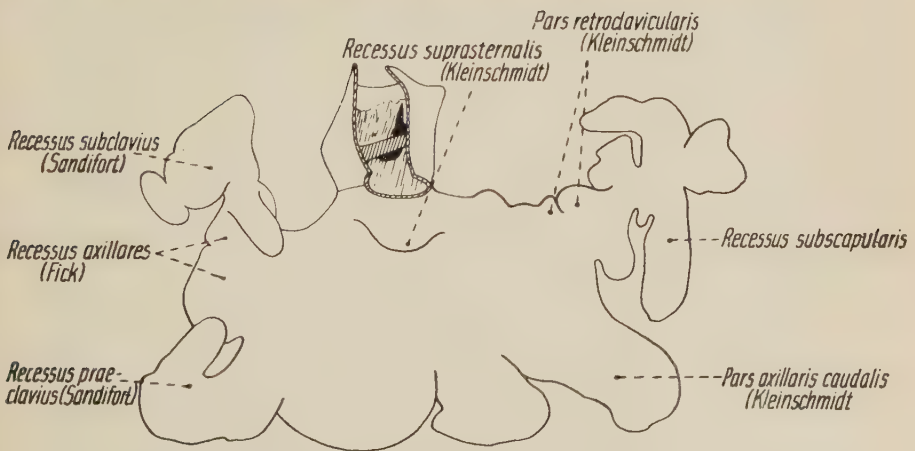


Abb. 35.

Orang-Männchen, unpaarer Kehlsack.

wieder auf und bewies meiner Meinung nach eindeutig, daß der Orang-Kehlsack paarig angelegt ist, die beiden Säcke sich dann vergrößern und schließlich miteinander verschmelzen. Fick fand nämlich einen unpaaren Kehlsack, dessen Entstehung aus paarigen Kehlsäcken noch feststellbar war: es fand sich noch ein Rest der Scheidewand, der von sechs Fenstern durchbrochen war. Außerdem war noch ein Faden, in dem ein Gefäß lief, erhalten. Fick meinte, daß die den Gefäßen anliegenden Gewebsteile 1. mechanisch geschützt und 2. auch besser ernährt sind, wodurch die Rückbildung dieser Gewebsabschnitte erschwert wird.

Ähnliche teilweise oder ganz resorbierte Scheidewände fanden auch Sandifort (1840), Vrolik (1841), Deniker und Boulart (1895) und Brandes (1932).

Bei dem von mir untersuchten Männchen ist der Kehlsack unpaarig, die sehr kräftige und dicke Scheidewand ist fast durchgehend vorhanden und weist nur eine etwa 2 cm lange und 0,5 cm breite Spalte auf.

Brandes (1932) stand ein reiches Orang-Material zur Verfügung, darunter ein neugeborenes und ein etwa zwei Monate altes Tier. Außerdem konnte er lebende Orang-Säuglinge beobachten; und so konnte er die Entstehung und Entwicklung der Kehlsäcke beim Orang genauer untersuchen. Beim Neugeborenen waren die Aussackungen sehr klein, sie hatten ungefähr die Größe einer halben Erbse; beim zwei Monate alten Tier hatten die Kehlsäcke schon die Größe einer Bohne.

Folgende Autoren fanden ebenfalls paarige Kehlsäcke bei jungen Tieren, unpaare bei älteren Orangs:

Autor	Tier	paarig	unpaar	Aussehen
Selavunos (1904)	sehr jung	paarig	—	klein, kugelig
Deniker u. Boulart (1895)	junge Tiere	„	—	rechts größer als links
Körner (1884) . . .	junges	„	—	kirschgroß
Sandifort (1840) .	2 junge	„	—	gleich groß
Camper (1782) . . .	junges	„	—	rechts größer als links
Brandes (1932) . .	neugeb.	„	—	Größe einer halben Erbse
derselbe	2 Monate	„	—	Bohnengröße
Meyer (1921) . . .	—	„	—	rechts viel größer als links
Camper (1782) . . .		—	unpaar	
Fick (1895)	älteres Tier	—	„	
Vrolik (cit.				
Ehlers, 1881)	jung	paarig	—	
derselbe	alt	—	unpaar	
Sandifort (1840) .	alt	—	„	
Fick (1928)	alt	—	„	linker Kehlsackstiel endet blind
Kallner	älteres Tier	—	„	rechts größer als links
dieselbe	junges Tier	paarig	—	

Die kleinen paarigen Aussackungen wachsen hauptsächlich in caudaler Richtung und dringen dabei einerseits über die Clavicula in die Brustregion und die Achselhöhlen (Abb. 5, 7) und andererseits in die Rückengegend bis unter die Scapula (Abb. 2, 3). Sie benützen dabei nach Kleinschmidt (1938) die sich bietenden Gewebslücken, die sonst nur mit lockerem Bindegewebe und Fett ausgefüllt sind. Dies ist gut zu sehen bei einem Vergleich der beiden mir zur Verfügung stehenden Tiere. Beim Männchen, das einen sehr mächtigen Kehlsack besitzt, reichen Divertikel bis weit auf den Rücken (Abb. 2, 3); beim Weibchen dagegen, bei dem die Kehlsäcke noch klein sind und am Rücken noch keinerlei Aussackungen liegen, ist die Lücke zwischen *M. trapezius*, *M. latissimus dorsi* und *M. serratus lateralis* mit Fettgewebe ausgefüllt (Abb. 1). Die Kehlsäcke breiten sich in ihrem Wachstumsverlauf auf dem Weg des geringsten Widerstandes aus.

Bei dem von mir untersuchten jungen Weibchen ziehen die Kehlsäcke vom Kehlkopf den Hals hinab, legen sich dann jederseits über den *M. sternocleidomastoideus* und ziehen unter die Clavicula (Abb. 5). Die beiden Säcke selbst sind schlauchförmig und zeigen noch keine Recessusbildungen (Abb. 36).

Der bei dem von mir untersuchten Orang-Männchen festgestellte riesige und unpaarige Kehlsack bedeckt die Brust bis zum unteren Abschnitt des Sternums und ist an allen Faszien und an der Clavicula und dem Sternum befestigt. Er bildet viele Divertikel aus, die sich zwischen die Brust-, Schulter- und Rückenmuskeln schieben (Abb. 34, 35). So zweigt vom Hauptsack, der der Brust aufliegt, ein großer Sack ab, der sich zwischen die Pars clavicularis und die Pars sternocostalis des *M. pectoralis maior* schiebt (Recessus praeclavicus, Abb. 7) und bis unter den *M. latissimus dorsi* reicht. In der Achsel- und der Schultergegend sind mehrere kleinere Recessus vorhanden, die sich zwischen fast alle Muskeln zwängen, auch unter dem *M. deltoideus* liegt solch eine kleine Aussackung. Und schließlich schiebt sich hinter dem Ursprung des *M. sternocleidomastoideus* ein großer Sack, der Recessus subclavius, auf den Rücken, wo er verschiedene Divertikel zwischen die dort liegenden Muskeln einschleibt. Dieser große Recessus subclavius wird nach Durchschneiden und Zurückschlagen des *M. trapezius* (Abb. 2, 3) sichtbar. Er liegt dort zwischen dem *M. levator scapulae*, dem *M. omocervicalis* und der Scapula. Auch unter die Scapula selbst schiebt sich eine Aussackung.

Ich möchte davon Abstand nehmen, all diese Recessusbildungen zu benennen, denn die Variationsbreite dürfte eine derart große sein, daß man kaum bei zwei Tieren gleichgestaltete Kehlsäcke finden wird. In der Literatur tauchen die verschiedensten Bezeichnungen auf, und doch müßte man bei fast jedem neu untersuchten Tier auch neue Namen erfinden. Nur ein Recessus praeclavius und Recessus subclavius scheinen im Prinzip konstant zu sein, ihre spezielle Ausbildung schwankt aber offenbar ebenfalls sehr stark.

Der Kehlsack ist meist asymmetrisch ausgebildet, lediglich Sandifort (1840) berichtet von zwei Weibchen mit paarigen und gleich großen Kehlsäcken, und Körner (1883/84) fand bei einem Tier einen symmetrischen Kehlsack. Meist ist der rechte Kehlsack der größere, wie Deniker und Boulart (1895). Camper (1782) und Meyer (1907) berichten. Auch ich fand bei dem untersuchten Orang-Männchen den rechten Recessus subclavius deutlich größer als den linken. Besonders auffallend war die Asymmetrie bei dem von Meyer (1901) untersuchten Tier, dessen rechter Kehlsack so groß war, daß er beide Seiten des Halses bedeckte, während der linke Sack nur die Größe einer Daumenendphalange besaß und zwischen Epiglottis und Schildknorpel lag. Ähnliche Befunde liegen von Fick (1895) für zwei Tiere vor. Nur Deniker und Boulart (1895) fanden einen großen linken und sehr kleinen rechten Kehlsack.

Die Fälle von ungleichmäßiger Ausbildung der Kehlsäcke beweisen nach Brandes (1932), daß das Wachstum derselben rein passiv durch den Druckreiz der Luft erfolgt, die sich bei forcierter Expiration unter dem Taschenband verfängt, den Ventrikel aufbläst und so seine Vergrößerung veranlaßt. Gestützt wird nach Brandes diese Ansicht der Entstehung der Kehlsäcke durch die zahlreich beschriebenen Fälle von Laryngocele ventricularis beim Menschen. Es handelt sich dabei entweder um solche Personen, die oft und lange forcierte Expirationen unter Stauung des Luftstromes zu leisten haben, oder um solche, bei denen nach Zerstörung oder Lähmung der Stimmbänder die Taschenbänder vikariierend für die ersteren eintreten, wodurch die Luft im Ventrikel gestaut wird. Daß auch beim Orang bei der Expiration eine Stauung der Luft eintritt, ist nach Brandes sicher, da der Luftstrom infolge der retropalatalen Stellung der Epiglottis durch die Nase entweichen muß. Das ergibt sich auch aus den Beobachtungen von Tonndorf (cit. Brandes, 1932) und Brandes, die feststellen konnten, daß der Kehlkopf hinter den weichen Gaumen hinauftritt sowohl bei der normalen Expiration als auch bei der expiratorischen Phonation. Der obere Rand des Kehldeckels bleibt immer durch den weichen Gaumen verdeckt. Ein weiterer Beweis dafür, daß sich der weiche Gaumen nie über den Kehlkopfeingang legt, ist nach Brandes die Beobachtung von De Lisle (1895): die Orangs entfernten den infolge ihrer Bronchopneumonie ausgehusteten Schleim nicht durch den Mund, sondern nach jedem Hustenstoß trat augenblicklich eine Vermehrung des Schleimes in den Nasenlöchern auf.

Stimmt diese Auffassung von Brandes, und das halte ich für wahrscheinlich, so wäre durch sie eine Erklärung für die Variationsbreite in der Ausbildung der Kehlsäcke gegeben.

Der Kehlsack schiebt, wie schon erwähnt, im Laufe seines Wachstums verschiedene Divertikel und Recessus zwischen und unter einzelne Muskeln bzw. Muskelportionen. Es erscheint durchaus verständlich, daß dieselben dadurch eine gewisse Umgestaltung erfahren müssen. Es wäre fehl am Platze zu behaupten, die Brust- und Rückenmuskulatur werde durch die einzelnen Nebensäcke dieses Organes aufgespaltet und zerteilt, denn diese Säcke wachsen in der Richtung, in der sie den geringsten Widerstand finden, also ziehen sie zwischen den schon vorhandenen Muskelspalten hindurch. Dadurch werden die einzelnen Muskeln und Muskelteile auseinandergedrängt, die schon vorhandenen Lücken erweitert und die Gesamtheit der Muskulatur aufgelockert.

So schiebt sich z. B. der Recessus praeclavius zwischen die Pars clavicularis und die Pars sternocostalis M. pectoralis maior und zieht bis unter den M. latissimus dorsi. Dadurch wird der schon vorhandene Spalt zwischen diesen beiden Muskelportionen noch verbreitert. Dies kann man gut bei einem Vergleich der beiden entsprechenden Bilder des von mir untersuchten erwachsenen und des jungen Tieres sehen (Abb. 5, 7). Beim jungen Tier ist nämlich der Zwischenraum zwischen diesen beiden Portionen des M. pectoralis maior relativ viel kleiner als beim erwachsenen.

Eine andere für den Kehlsack vorbereitete Lücke ist eine dreieckige Spalte, die vom M. deltoides, der Pars clavicularis M. pectoralis maior und der Clavicula begrenzt wird. Ein Recessus reicht hier bis unter den M. deltoides.

Ein großer Kehlsackabschnitt zieht über den M. sternocleidomastoideus und dann unter die Clavicula und entsendet Nebensäcke in eine Lücke zwischen dem ersten Muskel, dem M. omocervicalis, dem M. trapezius und der Clavicula.

Diese Auflockerung der Hals- und Brustmuskulatur zeigen die Abbildungen 5, 6, 7 und 8.

Der Recessus subclavius, der auf den Rücken zieht, liegt in einer mehr als faustgroßen Vertiefung, die dadurch gebildet worden ist, daß der M. levator scapulae, der M. omocervicalis und der M. omohyoideus auseinandergerückt sind (Abb. 2, 3, 4). Für den Hauptteil des Recessus subclavius bildet die Scapula die caudale Begrenzung, kleinere Auswüchse schieben sich aber auch unter dieselbe.

Erwähnen möchte ich noch, daß am Hals und auf der Brust der Kehlsack vom Platysma bedeckt wird.

Über die Aufgabe des Kehlsackes wurden verschiedene Vermutungen ausgesprochen.

Vrolik (cit. Fick, 1895 und Brandes, 1932) war der Meinung, der Kehlsack diene als Erleichterungsmittel beim Klettern und beim Schwingen von Ast zu Ast. Dies kann jedoch offenbar nicht richtig sein, da ja die Kehlsäcke mit demselben Medium, nämlich mit Luft, gefüllt sind, in dem sich das Tier fortbewegt.

Als Mittel eines Imponiergehabs während der Brunstzeit kommt das Organ wohl ebenfalls nicht in Frage, da es in beiden Geschlechtern ganzjährig in gleicher Ausprägung vorhanden ist. Auch die Annahme, daß der Kehlsack als Schreckmittel wirken könnte, ist reine Vermutung, da bisher keine entsprechenden Verhaltensweisen festgestellt werden konnten. Brandes (1932) konnte selbst in höchsten Erregungszuständen der Tiere nie ein Aufblähen oder irgendeine andere Veränderung an den Kehlsäcken wahrnehmen.

Slavunos (1904) meinte, das Organ stelle einen Wärmeschutz für die großen Halsgefäße dar. Ein Bedarf hierfür scheint jedoch kaum wirklich vorhanden zu sein.

Auch als Luftkissen für den schweren Kopf wurde der Kehlsack angesehen. Diese Ansicht konnte Brandes (1932) dadurch widerlegen, daß er auf das Fehlen eines festen Larynxverschlusses hinwies.

Eine zusätzliche Bedeutung für den Gasaustausch kommt wegen der nur geringen Anzahl der vorhandenen Blutgefäße ebenfalls nicht in Betracht.

Fick (1895) vermutete, daß der Kehlsack als Resonanzboden oder Windkessel für die Erzeugung langgezogener, bzw. langanhaltender Töne funktionieren könnte. Er änderte jedoch 1928 seine Meinung, da er erkannt hatte, daß der Kehlsack für solche Funktion zu schlaff und zu weich ist. Negus (1925/28) war der Ansicht, daß dieses Organ eine Energieeinsparung dadurch bewirken könnte, daß die Taschenfalten während des Gebrauchs der vorderen Extremitäten den Eintritt von Luft in den Thorax verhindern. Dies ist jedoch offenbar nicht notwendig, da ja die Brustmuskeln bei der Atmung kaum benützt werden.

Es ist also bisher nicht gelungen, die tatsächliche Funktion des Kehlsackes eindeutig festzustellen. Am wahrscheinlichsten erscheint mir jedoch noch die Annahme, daß er in einer uns bisher unbekannten Weise im Dienste des Stimmorgans steht.

Zusammenfassung

1. Es wurde die Variationsbreite der einzelnen Muskeln des Schultergürtels und der Vorderextremität des Orang-Utan an Hand eigener Untersuchungen und der sehr zahlreichen Literatur festgestellt. Es wurden nicht nur beim Vergleich verschiedener Tiere beträchtliche Unterschiede und Abweichungen beobachtet, auch

die Muskulatur in den beiden Körperhälften desselben Tieres zeigt häufig differente Ausbildung.

2. Die Innervation der einzelnen Muskeln wurde untersucht und der Plexus brachialis dargestellt.

3. Im Anschluß an die deskriptive Anatomie der Muskeln wurde deren Funktion eingehend untersucht. Es wurde geprüft, welche Bewegungen von welchen Muskeln ausgeführt werden können. In einem ergänzenden Abschnitt wurde die Funktion der einzelnen Muskeln für größere Bewegungsabläufe zusammenfassend besprochen.

4. Im Anschluß an die Beschreibung des Kehlsackes wird die Umbildung der Brust- und Rückenmuskulatur durch dieses Organ besprochen.

Schrifttum

Barnard: Observations on the membral musculation of *Simia satyrus* and the comparative myology of man and apes. Proc. Amerie. Assoc. Advancement of Sci., 24 th meeting, August 1875. — Beausoleil: Su un cas de laryngocèle. Rev. de Laryngol. et Otol. 1894, Nr. 16. — Beddard, F.: Mammalia, London 1902. — Beddard, F.: Contributions to the anatomy of the anthropoid apes. Trans. Zool. Soc. Lond. **13** (1893). — Benda, C.: Die Schleimhautfalten der Stimmlippen des Menschen. Verh. Laryngol. Ges. Bd. **4** Berlin (1894). (Zit. n. Meyer, 1901; Selavunos, 1904; Brandes, 1932.) — Benda, C.: Über die Schleimhautleisten des wahren Stimmbandes beim Menschen. Arch. f. Laryngol. **3** (1895). — Bennet: Malformation of the Larynx. Quart. Journ. Med. Sci. 1865, No. 79. — Bernstein, H.: Über das Stimmorgan der Primaten. Abhandl. Senckenberg. naturf. Ges. **38** (1923). (Frankf. a. M.) — Bischoff, Th.: Beiträge zur Anatomie des *Hylobates leucis* und zu einer vergleichenden Anatomie der Muskeln der Affen und des Menschen. Abhandl. bayr. Akad. Wiss., II. Classe, Abt. 3, Bd. **10** (1870). — Bischoff, Th.: Über die Bedeutung des *M. extensor indicis proprius* und des *Flexor pollicis longus* der Hand des Menschen und der Affen. Sitzungsber. d. bayer. Akad. d. Wiss. **10** (1880). — Bischoff, Th.: Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandl. bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., Abt. 3, Bd. **13** (1883). — Böker, H.: Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1935. — Borchert: Zit. n. Meyer (1901) und Selavunos (1904). — Brandes, G.: Der Kehlsack und die Stimme des Orang-Utan. Der Naturforscher **3** (1927). — Brandes, G.: Die Bedeutung des Orang-Kehlsackes. Zeitschr. f. Säugetierk. **4** (1929). — Brandes, G.: Über den Kehlkopf des Orang-Utans in verschiedenen Altersstadien mit besonderer Berücksichtigung der Kehlsackfrage. Gegenbaur Morph. Jahrb. **69** (1932). — Braus, H.: Anatomie des Menschen, 2. Aufl. Berlin 1929. Bd. 1. — Broca: Bullet. Soc. Anthropol. (Paris) **4** (1869). (Zit. n. Kohlbrugge 1897.) — Brooks, H. St. J.: On the short muscles of the pollex and hallux of the anthropoid apes, with special reference to the *opponens hallucis*. Journ. Anat. (London)

22 (1887). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Burdach, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Affen. Ber. d. Anat. Anstalt Königsberg 1838. — Burmeister: Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Berlin 1846. (Zit. n. Murie and Mivart, 1872.) — Camper, O.: Naturkundige Verhandlungen van den Orang-Outang en eenige andere aapsoorten, over den Rhinoceros met den dubbelen horen en over het Rendier. Te Amsterdam 1782. — Camper, O.: Account to the organs of speech of the orang outangs. Philosoph. Transact. **69** (1779) (London). — Champneys: The muscles and nerves of a Chimpanzee and a Cynocephalus anubis. Journ. Anat. Physiol. **6** (1), 1872. (Zit. na. Schüek, 1913 und Kohlbrugge, 1897.) — Chapman, A.: On the structure of the Gorilla. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1878. — Chapman, A.: On the structure of the Chimpanzee. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1879. — Chapman, A.: On the structure of the Orang-Outang. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1880. — Chudzinski: Nouvelles observations sur le système musculaire du nègre. Rev. d'Anthropol. **3** (1874). — Church, W. S.: On the myology of the Orang Outang (*Simia morio*). Nat. Hist. Review **1** (1861) und **2** (1862). (Zit. n. Hepburn, 1892.) — Cuvier, P.: Recueil des planches de myologie. Publ. par Laurillard. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Delisle, F.: Notes sur l'ostéométrie et la craniologie des Orang-Outangs. (Zit. n. Brandes, 1932.) — Deniker, J., et Boulart, R.: Notes anatomiques sur les sacs laryngiens, les excroissances adipeuses, les poumons, le cerveau etc. des Orang Outans. Nouv. Arch. Mus. d'Hist. nat., sér. III, vol. 7, Paris 1895. — Deniker, J., et Boulart, R.: Les sacs laryngiens des singes anthropoïdes. Bull. Mus. Hist. nat. Paris vol. **2** (1896). — Deniker, J., et Boulart, R.: Sur les sacs laryngiens d'un orang-outan femelle adulte. Bull. Mus. Hist. nat. Paris vol. **4** (1898). — Deniker, J., et Boulart, R.: Note sur les sacs laryngiens des singes anthropoïdes. Journ. Anat. Paris, vol. **22** (1886). — Deniker, S., Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Arch. zool. exp. et gén., Sér. II, T. 3 Paris 1885. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Duvernoy, M.: Des caractères anatomiques des grands singes pseudoanthropomorphes. Arch. Mus. Hist. nat. Paris vol. **8** (1855). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897 und Michaelis, 1903.) — Eggelin, H.: Die Halswirbeldornen und deren Muskeln bei Halbaffen. Anat. Anz. **55**, 1922. — Eisler, P.: Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle 1890. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Eisler, P.: Die Muskeln des Stammes. In: Hand. d. Anat. von Bardeleben, 2. Abteilg., 1. Teil. Jena 1912. — Ehlers, E.: Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Schimpansen. Abh. d. Akad. d. Wiss. Göttingen, **28** (1881). — Fick, R.: Vergleichende anatomische Untersuchungen an einem erwachsenen Orang. Arch. f. Naturgesch. Leipzig 1895. — Fick, R.: Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utan und einem Schimpansen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1895. — Fick, R.: Notiz über einen M. sternalis. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1899. — Fick, R.: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke. 1.—3. Teil. Jena 1904. — Fick, R.: Drei Fälle von M. sternalis. Anat. Anz. 1891. — Fick, R.: I. Beobachtungen am Orang-Kehlsack. Sitz.ber. d. Preuß. Akd. Wiss., Math. Kl. **23** (1928). — Fick, R.: II. Über den Kehlsack des Orang Utans. Forsch. und Fortschr. **4** (1928) (29). — Fick, R.: Die Arbeitsleistung der Schultergelenksmuskeln. Sitz.ber. d.

Preuß. Akad. Wiss., Physik. Math. Kl. 1928. — Fick, R.: Über die Körpermaße und den Kehlsack eines erwachsenen Orangs. Sitz.ber. d. Preuß. Akad. Wiss., Physik. Math. Kl. 1929. — Fränkel: Studien zur feineren Anatomie des Kehlkopfes. II. Der Ventric. Morgag. Arch. f. Laryngol. **1**, 1894. (Zit. n. Meyer, 1901; Selavunos, 1904; Brandes, 1932.) — Fürbringer, M.: Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jen. Zeitschr. Naturf. **7** (1873). — Fürbringer, M.: Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. II. Jen. Zeitschr. Naturf. **8** (1874). — Gegenbaur, C.: Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Leipzig 1883. — Gratiolet, C. P. und Alix, P. H. E.: Recherches sur l'anatomie du Troglodytes aubryi, chimpanzé d'une espèce nouvelle. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris **2** (1866). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Gregory, W. K.: The anatomy of the gorilla. New York 1950. — Gruber: Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. (N. Kohlbrugge, 1897; näheres Zitat fehlt.) — Gruber: Über einen Kehlkopf des Menschen mit teilweise außerhalb desselben gelagerten Ventrikelsäcken. (N. Ehlers, 1881 und Selavunos, 1904; näheres Zitat fehlt.) — Gugenheim, J.: Über Kehlsackbildung. Arch. f. Laryngol. **23** (1910). — Hartmann, R.: Beiträge zur zoologischen und zootomischen Kenntnis der sogenannten anthropomorphen Affen. Arch. Anat. Physiol. u. wiss. Med. 1876. — Hasskó, A.: Über die Kehlsäcke des Orang-Utan und eine todbringende Erkrankung im Kehlsack eines jungen Orangs. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **23** (1928). — Hepburn: The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the anthropoid apes. Journ. Anat. and Physiol. norm. a. path. **26** (1892.) — Höfer, W.: Vergleichende anatomische Studien über die Nerven des Armes und der Hand bei den Affen und dem Menschen. Münchener Med. Abhandlg. 7. Reihe, H. **3** (1892). — Huxley: The sturture and classification of the mammalia. The Medical Times and Gazette (1864, v. 1–3). (Zit. n. Michaelis, 1903.) — Keith, A.: An introduction to the study of anthropoid apes. I. The gorilla; II. The chimpanzee; III. The ourang-outang; IV. The gibbon. Nat. Science London **9** (1896). — Keith, A.: Notes on a theory to account for various arrangements of the flexor profundus digitorum in the hand and foot of primates. Journ. Anat. London **28** (1894). — Kleinschmidt: Schlund und Kehlorgan des Gorillas „Bobby“ unter besonderer Berücksichtigung der gleichen Organe bei Mensch und Orang. Morph. Jahrb. **81** (1938). — Kleinschmidt: Die Schlund- und Kehlorgane des Gorillas. Anat. Anz. **85** (1937/38). — Kohlbrugge, J. H. F.: Muskeln und periphere Nerven der Primaten. Amsterdam 1897. — Körner: 1. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes. 2. Weitere Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes. Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt a. M. **13** (1883/84). (Zit. n. Kleinschmidt, 1938.) — Langer, E.: Die Muskulatur der Extremitäten des Orang als Grundlage einer vergleichend myologischen Untersuchung. Sitzungsber. d. Akd. Wiss. Wien, 79, Abt. **3** (1879). — Lederhose, G.: Über einen Fall von rechtsseitiger Kehlsackbildung. D. Zeitschr. f. Chirurg. **22**, Leipzig (1885). — Macallister, A.: On some points of the chimpanzee and other primates. Ann. and Mag. Nat. Hist. **7** (1871.) (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Mayer, C.: Zur Anatomie des Orang-Utan und des Chimpansen. Arch. d. Naturgesch. **22** (1856). — Meyer, E.: Über die Luft-

säcke der Affen und den Kehlkopfdivertikel beim Menschen. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. **12** (1901). — Michaelis, P.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des *Cynocephalus leucon*, *Simia satyrus*, *Troglodytes niger*. Arch. f. Anat., Physiol. Abt. 1903. — Miller, R.: Evolution of the pectoral girdle and forelimb in the primates. Americ. Journ. Anthropol. **17** (1932) (1). — Miller, R.: The laryngeal sacs of an infant and an adult gorilla. Americ. Journ. Anthropol. **69** (1941) (1). — Musehold: Stroboskopische und photographische Studien über die Stellung der Stimmbänder im Brust- und Falsettregister. Arch. f. Laryngol. **7** (1896.) (Zit. n. Meyer, 1901; Slavunos, 1904; Brandes, 1932.) — Musehold: Akustik und Mechanik des menschlichen Stimmorgans. Verh. Laryngol. Ges. Berlin 1896. (Zit. n. Brandes, 1932.) — Negus: Evolutionary factors in the production of pharyngeal diverticula. Journ. Laryngol. etc. London 1925. (Zit. n. Brandes, 1932.) — Negus: Observations on the Evolution of Man from the Evidence of the Larynx. Acta oto-laryngol. Stockholm **12** (1928) (1/2). (Zit. n. Brandes, 1932.) — Negus: The mechanism of the larynx. London 1929. (Zit. n. Brandes, 1932.) — Némai, J.: The musculature of the anthropoids. I. Neck and trunk. Amer. Journ. Phys. Anthropol. **21** (1936) (2) (nicht zugänglich). Némai, J.: Das Stimmorgan der Primaten. Zeitschr. f. Anat. Entw. gesch. **81** (1926). — Némai J., u. Kelemen: Das Stimmorgan des Orang-Utan. Zeitschr. f. Anat. Entw. gesch. **88** (1929). — Owen, R.: On the anatomy of the Orang Utan (*Simia satyrus*). Proc. Zool. Soc. London **1** (1830). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Owen, R.: Notes of the dissection of a female orang. utan (*Simia satyrus* Lin.). Proc. Zool. Soc. London 1843 (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Owen, R.: On the gorilla (*Troglodytes gorilla*). Proc. Roy. Inst. Gr. Brit. **3** (1858) und Proc. Zool. Soc. London 1859. — Pagenstecher, H.: Mensch und Affe. Zoolog. Garten, **8** (1867). — Parker: Zit. n. Meyer (1901) und Slavunos (1904). — Pernkopf, E.: Topographische Anatomie des Menschen. 1. Bd. 1. u. 2. H., Berlin-Wien, 1937. — Perrin: Notes on some variations of the pect. maior with ass. muscles. Journ. Anat. Physiol. **5** (1871) (Zit. n. Schück, 1913.) — Pira, A.: Beiträge zur Anatomie des Gorilla. I. Das Extremitätenmuskelsystem. Gegenbaur Morph. Jahrb. **47** (1913) und **48** (1914). — Pozzi, S.: De la valeur des anomalies musculaires au point de vue de l'anthropologie. Assoc. franc. pour l'avance d. Sci. C. R. 1874. (Zit. n. Schück, 1913.) — Primrose, A.: The anatomy of the orang outang. Transact. Canad. Inst. vol. **6** (1899). (Zit. n. Schück, 1912/13.) — Primrose, A.: The anatomy of the orang-outang. Univ. Toronto Stud. Anat. **1** (1900). — Rauber und Kopsch: Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 3. Bd.: Muskeln, Gefäße, 16. Aufl. Leipzig 1940. — Raven, H. C.: The anatomy of the gorilla. Columbia Univ. Press, New York 1950. — Rüdinger: Beiträge zur Anatomie des Kehlkopfes. Monatsschr. Ohrenheilk. **10** (1876). (Zit. n. Ehlers, 1881.) — Ruge, G.: Der Haupttrumpfmuskel der Säugetiere. — Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. Morph. Jahrb. **30** (1905). — Saar, G.: Zur Anatomie der Brustmuskeln und des Deltamuskels. Arch. Anat. u. Entw. gesch., Anat. Abt. 1903. — Sandifort: Ortleddkundige beschrijving van een volwassen Orang Oetan. Verh. over de natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche overzeesche bezittingen, Leyden 1840. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Schreiber,

H.: Zur Morphologie der Primatenhand. *Anat. Anz.* **78** (1934). — Schreiber, H.: Die Extrembewegungen der Schimpansenhand. *Gegenbaur Morph. Jahrb.* **77** (1936). — Schüek, A.: Beiträge zur Myologie der Primaten I. *Morph. Jahrb.* **45** (1912). — Schüek, A.: Beiträge zur Myologie der Primaten II. *Morph. Jahrb.* **47** (1913). — Selavunç, G.: Über die Ventrikularsäcke des Kehlkopfes beim erwachsenen und neugeborenen Menschen sowie bei einigen Affen. *Anat. Anz.* **24** (1904). — Siegelbauer, F.: Lehrbuch der normalen Anatomie des Menschen. Berlin und Wien 1947. — Shiino, K.: Einiges über die anatomischen Grundlagen der Greifbewegungen. *Zeitschr. f. Anat. Entw. gesch.* **77** (1925). — Sommer, A.: Das Muskelsystem des Gorilla. *Habilitätsschr.* Jena 1906. — Sonntag, Ch. F.: On the Anatomy, Physiology and Pathology of the Chimpanzee. *Proc. Zool. Soc. London* 1923. — Sonntag, Ch. F.: On the Anatomy, Physiology and Pathology of the Orang outan. *Proc. Zool. Soc. London* 1924. — Stewart, T. D.: The musculature of the anthropoids. I. Neck and trunk. *Amer. J. phys. Anthropol.* **21** (1936) (2). — Sullivan, W. E., and Osgood, C. W.: The musculature of the superior extremity of the Orang-utang, *Simia satyrus*. *Anat. Rec.* **35** (1927). — Sutton, J. B.: On some points in the anatomy of the chimpanzee (*Anthropithecus troglodytes*). *Journ. Anat. Physiol. London* **18** (1883). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Testut, L.: Les anomalies masculaires chez l'homme expiquées par l'anatomie comparée, leur importance en anthropologie. Paris 1884. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897; Schüek, 1913.) — Toondorf: Die Mechanik bei der Stimmlippenschwingung und beim Schnarchen. *Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenhk.* **12** (1925). (Zit. n. Brandes, 1932.) — Traill, T. S.: Observations on the anatomy of the Orang-Outang. *Memm. Wernerian Natur. Hist. Soc., London* 1818. — Tyson, E.: Orang-Outang (Chimpanse), sive homo sylvestris or the anatomy of a pygmy compared with that of a monkey, an ape and a man. London 1699. (Zit. n. Traile, 1818 und Kohlbrugge, 1897.) — Virchow, R.: (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) Voss, A.: Die Kehlsäcke zweier junger Orang-Utans. *Zeitschr. f. Anat. Entw. Gesch.* **96** (1931). — Vrolik, W.: Diss. acad. de homine ad stratum grossunque erectum per corporis fabricam disposito. Lugdunum Batavorum 1795. (Zit. n. Brandes, 1932.) — Vrolik, W.: Recherches d'anatomie comparées sur le chimpanse. Amsterdam 1841. (Zit. n. Kohlbrugge, 1897; Michaelis, 1903.) — Weber, M.: Die Säugetiere. Jena 1927. — Westling, C.: Beiträge zur Kenntnis des peripherischen Nervensystems. Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, **9** (1884). — Wiedersheim, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1909. — Wilder: Boston. *Journ. nat. hist.* **5** (1855). (Zit. n. Kohlbrugge, 1897.) — Wood: On the human muscle variations. *Journ. Anat. Physiol.* **1** (1867). (Zit. n. Schüek, 1913.) — Zuckerkandl, R.: Zur Anatomie des Säugerkehlkopfes. *Monatsschr. f. Ohrenheilk.* Berlin **34** (1900).

Buchbesprechung

Thenius, E., „Die Geschichte des Lebens auf der Erde“. 96 S. mit 10 Kunst-
drucktafeln, 11 Textabb. und einer Tabelle. Hippolyt-Verlag, Wien—
St. Pölten—München, 1955. DM 5,40.

Das kleine Büchlein ist eine kurz gefaßte Darstellung der Palaeozoologie und Palaeobotanik, die als Erläuterungen einer neuangefertigten Wandtafelserie für den Schulunterricht gedacht ist. Die Tafeln sind unter Beratung des Verfassers von F. Zerritsch gefertigt worden und sind jedes Lobes würdig. Sie stellen „Lebensbilder“ dar und sind keine unbiologischen Anhäufungen von Rekonstruktionen in Phantasielandschaften. Der Text ist klar, vermeidet bewußt lateinische Fremdwörter, ohne dabei in den Fehler zu verfallen, deutsche Wortungeheuer zu bilden. Das Werk wendet sich in erster Linie an Lehrer höherer Unterrichtsanstalten und stellt eine beachtliche Bereicherung für den biologischen Unterricht dar. Es ist sehr zu wünschen, daß diese Tafeln und der sie erläuternde Text auch in Deutschland weitere Verbreitung finden.

H. Hofer, Gießen

Verantwortlich für die Schriftleitung: Prof. Dr. Günther Hertwig, Halle/Saale, Gr. Steinstr. 51.
Verlag: Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K.-G., Leipzig C 1, Sternwartenstr. 8,
Fernruf 6 59 36.

Satz, Druck und Bindung: III-9-5 VEB Landesdruckerei Sachsen, Dresden A 1.
Veröffentlicht unter der Lizenz-Nr. 2219-1 des Amtes für Literatur und Verlagswesen der DDR.

